



Conservation des populations de *Cystoseira* en régions Provence-Alpes-Côte-d'Azur et Corse

Pauline Robvieux

► To cite this version:

Pauline Robvieux. Conservation des populations de *Cystoseira* en régions Provence-Alpes-Côte-d'Azur et Corse. Sciences de la Terre. Université Nice Sophia Antipolis, 2013. Français. NNT : 2013NICE4000 . tel-00876899

HAL Id: tel-00876899

<https://theses.hal.science/tel-00876899>

Submitted on 25 Oct 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE NICE-SOPHIA ANTIPOLIS - UFR Sciences

Ecole Doctorale de Sciences Fondamentales et Appliquées

T H E S E

pour obtenir le titre de

Docteur en Sciences

de l'UNIVERSITE de Nice-Sophia Antipolis

Discipline : Sciences de l'Univers

présentée et soutenue par

Pauline ROBVEUX

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions

Provence-Alpes-Côte-d'Azur et Corse

Thèse dirigée par Lorraine BOTTIN et Thierry THIBAUT

Soutenue le 22 Janvier 2013

Jury :

Mme. Myriam VALERO

Rapporteur

M. Didier AURELLE

Rapporteur

M. Dominique DAVOULT

Examineur

M. Gérard PERGENT

Examineur

Mme. Lorraine BOTTIN

Co-directeur de thèse

M. Thierry THIBAUT

Directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Je souhaite tout d'abord remercier : la Région PACA qui a financé cette thèse. J'adresse aussi mes remerciements à l'agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse et plus particulièrement à Pierre Boissery. Je remercie aussi le Parc National de Port-Cros, l'Observatoire Marin du Littoral des Maures ainsi que le pôle mer PACA.

Un grand merci à l'ensemble du jury les Docteurs. Myriam Valero et Didier Aurelle qui ont accepté le rôle de rapporteur et les Docteurs Dominique Davoult et Gérard Pergent qui ont accepté celui d'examineur.

Je souhaite adresser un merci particulier à Mr. Pergent qui m'a acceptée en master à Corté.

Plus de 3 ans se sont écoulés depuis mon arrivée à Nice. Je me permets donc de prendre un peu de temps et d'espace pour remercier l'ensemble des personnes qui, de près ou de loin m'ont permis de venir à bout de ce projet.

Je remercie mes directeurs de thèse Lorraine Bottin et Thierry Thibaut. Merci Thierry de m'avoir permis de voir la Corse de la mer pendant 10 jours, et merci à Lorraine de m'avoir initiée à la génétique des populations à mon arrivée au laboratoire ECOMERS pour mon stage de Master 2.

Un grand merci à Patrice Francour qui m'a accueillie au sein de son laboratoire et à Alexandre Meinesz, mon premier directeur de thèse. Merci à tous les deux pour votre bienveillance et votre soutien.

Merci à Jean-Michel Cottalorda pour la super mission Port-Cros/SIVOM de janvier 2011. J'en profite pour remercier Bérangère Casalta du SIVOM, pour sa disponibilité et sa gentillesse. Merci au reste de l'équipe ECOMERS nouveaux et moins nouveaux ainsi qu'à Eric Pirroneau pilote de choc en Corse.

Je remercie aussi Aurélie Blanfuné qui a créé l'ensemble des cartes de ce manuscrit.

Un immense merci à Laurent Markovic qui m'a accompagnée sur le terrain pendant plus de 2 ans. Merci pour ta disponibilité, ta bonne humeur même très tôt le matin et pour avoir partagé avec moi des « craquages motus » J'espère que le soleil niçois ne te manque pas trop et je te dis à bientôt.

Un très grand merci à Natacha Martini, notre super-secrétaire ! ma « petite » Natacha je te remercie pour ta gentillesse, ton sourire, ta bonne humeur à toutes épreuves. Que ferions-nous sans toi !

Durant ces 3 années, j'ai passé beaucoup de temps « au 5^{ème} » pour réaliser, entre autres, l'ensemble des « manipes de génèt ». Je tiens donc à remercier chaleureusement Paola Furla pour son sourire et sa gentillesse. Un immense merci à Didier Forcioli qui a toujours pris le temps de répondre à mes questions et n'a jamais perdu patience quand je ne comprenais pas certains concepts de la génétique des populations. Ta passion débordante pour ce sujet m'a donnée envie de poursuivre dans ce domaine. Merci au reste de l'équipe Symbiose pour leur accueil chaleureux et leur disponibilité.

Je remercie aussi Jérôme Mourin, responsable de l'équipe bio de l'aquarium de Lyon, pour ses encouragements à poursuivre dans cette voie à la fin de mon stage d'été 2005-2006.

Je tiens à remercier Eric Lombaert de m'avoir fait gagner un temps précieux sur les analyses STRUCTURE.

Je remercie chaleureusement Pierre Duchesne pour son aide sur l'utilisation et la compréhension du logiciel FLOCK.

Je ne serais jamais venue à bout de cette thèse sans le soutien de mes ami(e)s et de ma famille. Cette thèse est aussi la votre. Je n'ai pas été très disponible pour vous ces derniers mois, années, mais je compte bien me rattraper.

Ma Sarah malgré le temps qui passe, trop vite, et les kilomètres qui nous séparent depuis 5 ans, ton amitié n'a jamais tari. Je n'ai pas été très disponible ces dernières années mais à chaque fois qu'on se voit, j'ai l'impression qu'on s'est quitté la veille. Je suis fière de toi, de cette association que tu as créé toute seule. Bravo ma belle. Maintenant que ma thèse est finie on va enfin pouvoir faire notre voyage anniversaire pour nos 25 ans ☺.

Yannick et Benjamin, l'hiver arrivant je repense avec une pointe de nostalgie aux années colo gd Bo. Ce serait cool de s'y retrouver un jour. Un grand merci à Brigitte et Domi pour leur affection depuis...toujours (ou presque).

Future Dr Jess' que de chemin parcouru depuis la licence. D'ailleurs à cette époque je m'étais jurée de ne jamais faire de génétique des populations et de ne travailler que sur de l'animal. Comme quoi il ne faut jamais dire jamais. Félicitation pour ta thèse, rendez vous le plus vite possible pour fêter ça dignement. Une pensée à Camille, j'espère qu'on trouvera le temps de se voir. Un grand merci pour tous les bons moments d'escalade et autres aux deux Céciles. J'espère vous voir bientôt à Lyon (Cécile T) et à Toronto (Cécile PH).

Grâce à vous toutes, j'ai passé 3 super années de licence à Lyon avant de partir pour l'île de Beauté. Cet « exil » universitaire aura été pour moi une véritable parenthèse enchantée. Un grand à Marie-Lise, Anaïs et Virginie pour les bons moments passés ensemble. Que de changement depuis 2009☺ il faut qu'on se programme notre WE. L'initiation d'Inès à la protection de l'environnement marin (GIZC-GILE attitude) doit commencer dès maintenant. Merci au reste de la promo, Goun et Rocio, Pascalito, Christine, Julie, Yoann, Julien... pour ces 2 super années.

Puis j'ai du quitter « mon île », pour Nice. Heureusement que j'ai trouvé une super bande. Qu'aurais-je fait sans vous ?

Merci Pascaline pour tous ces bons moments sur le terrain, en plongée, au labo et surtout autour d'un bon café. Merci pour ton soutien à toutes épreuves, contre vents et marées. Courage pour la suite de ta thèse ! Merci à Hazel et Joanne pour leurs sourires philippins. Merci à Adrien alias Dixon. Tu as été un coloc' au top. Que de bons souvenirs partagés. J'anticipe d'une journée mais Félicitation Doc ! Merci à Amalia pour ses encouragements. Maintenant que la thèse est finie, on va pouvoir commencer les cours d'espagnol/français sérieusement ☺ Un immense merci à Pierre, ton aide précieuse en stat m'a beaucoup aidé. Prépare-toi, premier cours d'escalade la semaine prochaine.

Merci à Julie pour son aide lors de ma première année de thèse, c'était super que tu viennes cet été. Prochaine escale : Concarneau.

Merci à Odile et Chris pour tout. On repart, à Rome ou ailleurs, quand vous voulez ! Merci à Cat et Philippe pour tous les bons moments partagés. On reprend le rythme des cours d'éthologie/gâteau au yaourt rapidement. Merci à Jérémy, Fanny et Charlotte pour leur amitié. Promis je viens vous voir lors de mon prochain périple barcarésien. En passant j'en profiterai pour voir Florent. Mon ex-voisin de bureau. Merci pour tout. Merci

à la dream team du RU, jeux de sociétés, quizz et autres fondues party ! Jé, Tham, Alex, Steph', François et Iris, Lio, Stef, Antho et Noémie : Merci à tous pour votre patience et votre soutien et de votre amitié. J'ai hâte de profiter des pistes enneigées avec vous et surtout j'ai hâte de me refaire des soirées avec vous tous, l'esprit libre ! Promis je m'appliquerai au pictionary. Une pensée à Maël le kite-surfeur chimiste.

Merci à Marine pour les bons moments au club avec les chevaux. Un grand merci à la « team rocket » d'equifun. Vivement la prochaine ballade et le prochain concours.

Enfin plus que tout, je tiens à remercier ma famille.

Papa, Maman (mes fleurs, mes pâquerettes), merci de m'avoir offert une enfance pleine d'insouciance et d'amour. Ce cocon que vous avez créé m'a permis d'arriver où je suis aujourd'hui. J'admire votre droiture et votre intégrité. Merci pour votre soutien sans faille. Fabrice et Florent je n'aurais pas pu rêver meilleurs « modèles » que vous. Mon Fa merci pour tes relectures et tes conseils scientifiques avisés, en plus de tout le reste. Je suis heureuse de voir que le temps qui passe nous rapproche. A quelques jours près, j'envoyais mon manuscrit 10 ans après ta soutenance de thèse. Un immense merci à Anne pour tous ces moments partagés depuis 10 ans. Une affectueuse pensée à Julia et à Lena (futures plongeuses).

Mon Flo, cette année 2012-2013 est spéciale pour nous deux, dans nos vies professionnelles respectives. Je suis tellement heureuse de partager tout ça avec toi. Mon premier voyage, c'était pour te rejoindre sur ton île. J'espère qu'on y retournera bientôt tous ensemble avec les minus. Merci à Natsumi pour tous les bons moments passés à Tokyo, à Leucate ou à Nice.

D'affectueuses et tendres pensées à mes tantes, oncles, cousins, cousines, parrain, marraine. Une toute particulière à ma petite mamina, l'éternelle globe trotteuse.

Votre amour et votre soutien me porte depuis toujours.

Merci à Antoine, Anne-Marie, Caroline, Didier, Théo, Pauline, Thierry et Céline pour leur accueil.

Raph, ton soutien sans faille, ta compréhension et ta patience m'ont portée et motivée durant toute cette thèse. Pour tout, Merci.

A mes grands parents

« La mer est un espace de rigueur et de liberté »

Victor Hugo

« On entendait que le vent qui venait de la mer, mais le vent est une
basse continue et cesse d'être un bruit tant il devient une habitude »

Victor Hugo

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	i
LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX	xi

<u>CHAPITRE I INTRODUCTION GENERALE</u>	1
I.1 Conservation des espèces	3
I.1.1 Disparition des espèces	3
I.1.2 Diversité biologique ou Biodiversité	4
I.1.2.1 Définitions	4
I.1.2.2 Diversité des organismes	5
I.1.2.3 Diversité écologique	6
I.1.2.4 Diversité génétique	6
I.1.3 Biologie de la conservation	7
I.1.3.1 Définition	7
I.1.3.2 L'écologie dans la conservation	8
I.1.3.3 La génétique dans la conservation	8
I.1.3.4 Le choix des espèces à préserver	14
I.1.3.4.1 Les espèces clé de voûte	14
I.1.3.4.2 Les espèces ingénieuses	15
I.2 Le choix du modèle <i>Cystoseira</i>	15
I.3 Objectifs de la thèse	16

<u>CHAPITRE II SYNTHESE DES CONNAISSANCES SUR LE GENRE</u>	
<u>CYTOSEIRA C. AGARDH</u>	19
II.1 Les différentes espèces du genre <i>Cystoseira</i>	21
II.2 Phylogénie du genre <i>Cystoseira</i>	29
II.3 Spécificités morphologiques du genre <i>Cystoseira</i>	33
II.3.1 Axe primaire	33
II.3.2 Ramifications (axes secondaires et tertiaires)	34
II.3.3 Réceptacles	37
II.3.4 Conceptacles	37
II.4 Cycle de vie	38

II.5 Reproduction	39
II.6 Comparaison des données morphologiques et phylogéniques	42
II.7 Importance écologique du genre <i>Cystoseira</i>	44
II.7.1 Biomasse	46
II.8 Statut de protection des espèces du genre <i>Cystoseira</i>	47
II.9 Répartition géographique des espèces du genre <i>Cystoseira</i>	48
II.10 Répartition bathymétrique des <i>Cystoseira</i> en Méditerranée	52
II.10.1 L'étage infralittoral	52
II.10.1.1 Horizon supérieur de l'étage infralittoral	52
II.10.1.2 Horizon moyen de l'étage infralittoral	56
II.10.1.3 Horizon profond de l'étage infralittoral	58
II.11 Présentation des quatre espèces cibles de cette thèse	59

**CHAPITRE III REPARTITION GEOGRAPHIQUE DE QUATRE ESPECES DU
GENRE *CYSTOSEIRA* : *C. AMENTACEA* VAR. *STRICTA*, *C. BARBATA*, *C.
CRINITA* ET *C. FOENICULACEA* F. *TENUIRAMOSA* EN REGIONS PACA ET
CORSE**

	61
III.1 Introduction	63
III.2 Matériel et méthode s	64
III.2.1 Récolte des données historiques	64
III.2.2 Récolte des données actuelles	64
III.2.3 Comparaison des données historiques et actuelles	65
III.3 Résultats	66
III.3.1 Caractérisation des milieux	66
III.3.1.1 Région PACA	66
III.3.1.2 Région Corse	66
III.3.2 Comparaison des données historiques et actuelles	67
III.3.2.1 <i>C. amentacea</i>	67
III.3.2.1.1 Evolution du recouvrement de <i>C. amentacea</i> aux abords de l'émissaire de Cortiou	78
III.3.2.2 Espèces des fonds calmes	82
III.3.2.2.1 <i>C. barbata</i>	82
III.3.2.2.2 <i>C. crinita</i>	87
III.3.2.2.3 <i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i>	91

III.4 Conclusions	94
-------------------	----

CHAPITRE IV RESILIENCE DE *CYTOSEIRA AMENTACEA* VAR. *STRICTA*

<u>SUITE A UNE DETERIORATION PARTIELLE DE LA CEINTURE</u>	97
IV.1 Introduction	99
IV.2 Matériel et méthodes	102
IV.2.1 Analyse des données	106
IV.2.1.1 Evolution du peuplement	106
IV.2.1.2 Evolution de chaque strate	107
IV.2.1.3 Evolution de la strate Arborescente par rapport aux autres strates réunies	107
IV.2.1.4 Evolution de <i>C. amentacea</i> par rapport à <i>C. compressa</i>	108
IV.3 Résultats	108
IV.3.1 Evolution du peuplement	108
IV.3.2 Evolution de chaque strate	115
IV.3.3 Evolution de la strate Arborescente par rapport aux autres strates réunies	122
IV.3.4 Evolution de <i>C. amentacea</i> par rapport à <i>C. compressa</i>	124
IV.4 Discussion et perspectives	126

CHAPITRE V CARACTERISATION DE 8 MARQUEURS MICROSATELLITES POLYMORPHES POUR *C. AMENTACEA* VAR. *STRICTA* (FUCALES, SARGASSACEAE)

133

CHAPITRE VI DIVERSITE ET STRUCTURE GENETIQUE DES POPULATIONS DE *C. AMENTACEA* LE LONG DES LITTORAUX PACA ET CORSE

VI.1 Introduction	141
VI.2 Matériel et méthodes	145
VI.2.1 L'échantillonnage	145
VI.2.2 Analyses moléculaires	149
VI.2.2.1 L'extraction d'ADN	149
VI.2.2.2 Polymerase chain reaction (PCR)	149
VI.2.2.3 Génotypage	150
VI.2.3 Analyse des données	150

VI.2.3.1 La diversité génétique	150
VI.2.3.2 La structure génétique	151
VI.2.3.3 Isolement par la distance (IBD)	153
VI.3 Résultats	153
VI.3.1 La diversité génétique	153
VI.3.2 La structure génétique des populations	156
VI.3.2.1 Structure globale de l'échantillonnage	156
VI.3.2.1.1 Identification des clusters principaux	156
VI.3.2.1.2 AMOVA	159
VI.3.2.1.3 IBD	160
VI.3.2.2 Structure de chacun des clusters	161
VI.3.2.2.1 STRUCTURE et FLOCK	161
VI.3.2.2.2 AMOVA	166
VI.3.2.2.3 IBD	166
VI.3.3 Structuration interne des sous-clusters « Marseille », « Corse », « Giens » et « Lardier »	168
VI.3.3.1 STRUCTURE et FLOCK	168
VI.3.3.2 IBD	173
VI.3.3.3 BARRIER	175
VI.4 Discussion	175
VI.4.1 La diversité génétique	175
VI.4.2 La structure génétique des populations	180
VI.4.2.1 Structure générale	180
VI.4.2.2 Structure des populations au sein de chaque sous-cluster	183
VI.5 Conclusions et perspectives	186
 <u>CHAPITRE VII DISCUSSION GENERALE</u>	 187
VII.1 Rappel de la problématique	189
VII.2 Synthèse des principaux résultats	189
VII.3 Passer d'une conservation passive à une conservation active	192
VII.3.1 Suivi de la dynamique des espèces	192
VII.3.2 Augmentation du flux de gènes par la translocation	194
VII.3 Restauration des populations	195
VII.4 Perspectives de recherche	196

VII.5 Perspectives de gestion	198
VII.6 Conclusion finale	199
<u>CHAPITRE VIII REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	201
ANNEXE 1 Localisations historiques des quatre espèces de <i>Cystoseira</i>	237
A1.1 Alpes Maritimes	239
A1.2 Var	247
A1.3 Bouches-du-Rhône	253
A1.4 Corse	261
ANNEXE 2 Données supplémentaires de génétique	267
A2.1 Analyse Locus par Locus	269
A2.2 ANOVA sur les richesses alléliques par sous-cluster	277
A2.3 Analyse des allèles privés avec ou sans PCN et B	279
A2.4 Occurrence de génotype multilocus identiques	281
A2.5 Corrélation distance génétique/absence de ceinture	283
ANNEXE 3 Expériences de terrain non abouties	285
A3.1 Scraping à Carro, résilience de <i>C. amentacea</i> face à <i>Mytilus galloprovincialis</i>	287
A3.2 Scraping à Ramatuelle et au cap d'Antibes, résilience des espèces des petits fonds <i>C. crinita</i> , <i>C. barbata</i> et <i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i>	291
A3.3 Développement d'une technique de pièges à zygote de <i>Cystoseira</i> à des fins de restauration des populations	293
A3.4 Translocation de pieds de <i>Cystoseira crinita</i> , <i>C. barbata</i> et <i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i> en vue d'une restauration des populations	299

LISTE DES FIGURES

Chapitre I Introduction générale	1
<u>Figure I-1</u> Schéma du vortex d'extinction des espèces (Frankham et al. 2002)	4
 Chapitre II Synthèse des connaissances sur le genre <i>Cystoseira</i> C.Agradh	19
<u>Figure II-1a</u> Arbre consensus basé sur les résultats des marqueurs psbA et l'ADN partiel mt23S des Sargassaceae. A droite :	30
<u>Figure II-1b</u> Arbre consensus basé sur l'ADN partiel mt23S des Sargassaceae (Draisma et al. 2010).	31
<u>Figure II-2</u> Détail d'un tophule épineux d'où part une ramification secondaire. (d'après Gomez-Garreta et al. 2001).	34
<u>Figure II-3</u> Thalle de <i>Cystoseira spinosa</i> var. <i>compressa</i> avec ou sans rameau secondaire (d'après Gomez-Garreta et al. 2001)	35
<u>Figure II-4</u> Variation du pourcentage d'extrait brut de lipide en fonction de la saison. (Pellegrini et al. 1997).	36
<u>Figure II-5</u> Schéma d'une coupe transversale de conceptacle chez <i>C. mediterranea</i> . a-gamétocyste mâle, o-gamétocyste femelle et p-paraphyse. (Gomez-Garreta et al. 2001)	37
<u>Figure II-6</u> Schéma du cycle de vie des espèces du genre <i>Cystoseira</i> . A-individu mature, B-extrémité d'une ramification avec des conceptacles, C-conceptacle en coupe transversale (cf. <u>Figure II-5</u> pour les détails), D-gamète femelle, E-gamète mâle, F-zygote et G-zygote avec rhizoïdes (Gomez-Garreta et al. 2001).	39
<u>Figure II-7</u> Schéma des différents types de formation de l'oogone. M-méiose, m-mitose, F- <i>Fucus</i> , P- <i>Pelvetia</i> , A- <i>Ascophyllum</i> , C- <i>Cystoseira</i> et S- <i>Sargassum</i> . (Gomez-Garreta et al. 2001).	40
<u>Figure II-8</u> A) Schéma d'un embryon de 10 jours du groupe <i>C. mediterranea</i> avec ses 4 rhizoïdes. (Guern 1962). B) Schéma d'un embryon de 2 jours du groupe <i>C. compressa</i> avec ses 8 rhizoïdes. (Guern 1962).	41
<u>Figure II-9</u> Juvéniles de <i>Symphodus</i> spp. dans des forêts à <i>C. crinita</i> en haut et <i>C. brachycarpa</i> var. <i>balearica</i> (Photos A. Cheminée).	45
<u>Figure II-10</u> Ceinture à <i>C. amentacea</i> aux Lavezzi (en haut) et dans la réserve naturelle de Scandola (en bas). (Photos P. Robvieux)	54
<u>Figure II-11</u> En haut, cuvette du Cap d'Antibes abritant une population de <i>C. crinita</i> et <i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i> . En bas, cuvette du Tuf à Port-Cros abritant une communauté composée de <i>C. barbata</i> , <i>C. crinita</i> et <i>C. jabukae</i>	55

Figure II-12 Forêts à *C. crinita* dans la baie d'Elbu, Corse (en haut à gauche) et de *C. brachycarpa* var. *balearica*, Revellata, Corse (en haut à droite). En bas à gauche, zone surpâturée par des oursins, à la Revellata et à droite banc de juvéniles de *Sarpa salpa* sur une forêt de *C. brachycarpa* var. *balearica* (photos A. Cheminée) **57**

Chapitre III Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* **61**

Figure III-1 Caractérisation des milieux en PACA et Corse. **67**

Figure III-2 Carte des localisations historiques (en haut) et actuelles 2007-2008 (en bas) de *C. amentacea* en région PACA. **71**

Figure III-3 Carte des localisations historiques à gauche et actuelles (2010-2012) à droite de *C. amentacea* en Corse. **72**

Figure III-4 Répartition actuelle de *C. amentacea* (à gauche) et des différentes espèces qui l'ont remplacée (à droite). En orange : *Corallina elongata*, en noir : *Mytilus galloprovincialis*, en bleu : cyanobactérie, en vert : ulvales. En fushia : encorbellements de *Lithophyllum byssoides* **74**

Figure III-5 Répartition actuelle de *C. amentacea* (à gauche) et des différentes espèces qui l'ont remplacée (à droite). En orange : *Corallina elongata*, en noir : *Mytilus galloprovincialis*, en bleu : cyanobactérie, en vert : ulvales. En fushia : encorbellement à *Lithophyllum byssoides*. **76**

Figure III-6 : Répartition actuelle de *C. amentacea* (à gauche) et des différentes espèces qui l'ont remplacée (à droite). En orange : *Corallina elongata*, en noir : *Mytilus galloprovincialis*, en bleu : cyanobactérie, en vert : ulvales. En fushia : encorbellement à *Lithophyllum byssoides*. **77**

Figure III-7 Densité de *C. amentacea* en 1968 aux abords de l'émissaire de Cortiou. **79**

Figure III-8 Densité de *C. amentacea* en 2001 aux abords de l'émissaire de Cortiou (Soltan 2001). **80**

Figure III-9 Densité de *C. amentacea* en 2007 aux abords de l'émissaire de Cortiou. **81**

Figure III-10 Carte des locations historiques (en haut) et actuelles (en bas) de *C. barbata* en région PACA. **85**

Figure III-11 Carte des locations historiques à gauche et actuelles à droite de *C. barbata* en Corse. **86**

Figure III-12 Carte des localisations historiques en haut et actuelles en bas de *C. crinita* en région PACA. **89**

Figure III-13 Carte des localisations historiques en haut et actuelles en bas de *C. crinita* en région Corse **90**

Figure III-14 Carte des locations historiques en haut et actuelles en bas de *C. foeniculacea* en région PACA. **92**

Figure III-15 Carte des locations historiques à gauche et actuelles à droite de *C. foeniculacea* en Corse. **93**

Chapitre IV Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture **97**

Figure IV-1 Carte des 3 sites et des 9 zones de l'étude **104**

Figure IV-2 Evolution du recouvrement de 3 quadrats (1 par site) au cours du temps octobre 2010 en haut, avril 2011 au milieu et mars 2012 en bas. La colonne de gauche montre l'évolution du 5^{ème} quadrat de la zone 1 de SJCF_Est ; La colonne du milieu montre l'évolution au cap de Nice du 1^{er} quadrat de la zone 3 et la colonne de droite montre l'évolution du recouvrement à SJCF_Ouest du 5^{ème} quadrat de la zone 2. **105**

Figure IV-3 2D nMDS de la recolonisation spatio-temporelle de l'assemblage algal basée sur la matrice de Bray-Curtis des centroïdes (stress=0.04). Chaque point correspond au recouvrement moyen d'un site. Les cercles correspondent au cluster du dendrogramme pour une similarité de 30%. **110**

Figure IV-4 « Vector overlay » basé sur une corrélation de Pearson. Chaque point représente l'assemblage moyen d'une zone. Chaque axe représente la part de chaque strate dans le recouvrement au cours du temps. **111**

Figure IV-5 Résumé de l'ensemble des différences observées au cours de cette étude i.e. le temps (mois), le site, la zone. Les barres représentent l'erreur standard. **112**

Figure IV-6 Evolution temporelle de l'assemblage global. Chaque point représente la moyenne du recouvrement de la strate (cf. légende du graphique). Les lettres différentes indiquent une différence significative de l'assemblage. Les barres d'erreurs indiquent l'erreur standard. **113**

Figure IV-7 Comparaison de l'évolution spatio-temporelle du recouvrement du peuplement. Chaque point représente le recouvrement moyen par site de chaque strate. Les lettres majuscules indiquent la comparaison du peuplement entre les sites pour un mois donné. Les lettres minuscules représentent les différences du peuplement entre les différentes dates au sein d'un site. **114**

Figure IV-8 Evolution du recouvrement de chaque strate au cours du temps. Des lettres différentes indiquent une différence significative. **117**

Figure IV-9 Evolution temporelle du recouvrement de chaque strate au sein de chaque site. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre 2 dates. **119**

Figure IV-10 Comparaison du recouvrement de chaque strate dans chacun des sites pour un mois donné. **121**

Figure IV-11 Evolution de la strate Arborescente (en violet) et des autres strates, Rock+Turf+Arbustive, réunies en noire. La strate Arborescente est significativement minoritaire durant les 7 premiers mois. Puis la dominance s'inverse et la strate Arborescente devient dominante au 21^{ème} mois. Ns : non-significatif ; *=p-value<0.05. **123**

Figure IV-12 Comparaison de la recolonisation de *C. amentacea* (ligne rouge) et de *C. compressa* (ligne bleue) dans chaque site et entre tous les sites. Cette figure montre que *C. amentacea* devient dominante à partir du 10^{ème} mois **125**

Figure IV-13 Les 3 modèles de succession (Connell & Slatyer 1977). Le modèle de facilitation (modèle 1) semble le plus cohérent avec les données que nous avons récoltées dans cette étude **130**

Chapitre VI Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse **139**

Figure VI-1a Localisation des populations échantillonnées le long de la côte Méditerranéenne française continentale. Les grisés sur la côte représentent les zones peuplées par *C. amentacea*. Pour une meilleure lisibilité seules les initiales des populations sont affichées (les noms complets sont présentés dans le tableau VI-1). **146**

Figure VI-1b Localisation des populations échantillonnées le long de la côte Méditerranéenne française corse. Les grisés sur la côte représentent les zones peuplées par *C. amentacea*. Pour une meilleure lisibilité seules les initiales des populations sont affichées (les noms complets sont présentés dans le tableau VI-1). **147**

Figure VI-2 Résultats de l'analyse bayésienne réalisée avec STRUCTURE (en haut) et FLOCK (en bas). LLOD = log likelihood difference. La structure générale a été analysée sur l'ensemble des populations de K=1 à K=43, pour STRUCTURE et avec une suite K=2..18 pour FLOCK. Les graphiques représentent ici K=2 : « Bouches-du-Rhône/Corse » en rouge et « Var/Alpes-Maritimes » en vert. Les populations sont indiquées d'ouest en est pour les populations du continent et du nord au sud pour les populations corses. Pour des raisons de lisibilité, seules les abréviations des populations sont notées. Voir le tableau VI-1 pour les correspondances avec les noms complets. **157**

Figure VI-3 Représentation graphique de l'isolement par la distance sur l'ensemble des populations. Graphique réalisé avec 15000 randomisations sur IBDWS. La distance génétique correspond à la matrice $F_{st}/(1-F_{st})$ obtenue par ARLEQUIN. La distance géographique est en kilomètres. **160**

Figure VI-4a Sous-structure du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » obtenue avec STRUCTURE (en haut) et FLOCK (en bas). Le sous-cluster « Marseille » est en vert et le sous-cluster « Corse » en rouge dans STRUCTURE. **162**

Figure VI-4b Sous-structure du cluster « Var/Alpes-Maritimes » obtenue avec STRUCTURE (en haut) et FLOCK (en bas). Le sous-cluster « Giens » est en rouge et le sous-cluster « Lardier » en vert dans STRUCTURE.

162

Figure VI-5 Représentation graphique, sous forme radiaire, de la distance génétique existant entre les populations. Seules les valeurs de bootstrap supérieure à 20% sont indiquées ici.

163

Figure VI-6 Représentation graphique de l'isolement par la distance sur le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » (à gauche) et le cluster « Var-Alpes-Maritimes » (à droite). Graphique réalisé avec 15000 randomisations sur IBDWS. La distance génétique correspond à matrice $F_{st}/(1-F_{st})$ obtenue par ARLEQUIN. La distance géographique est en kilomètres.

167

Figure VI-7a Structure du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » (en haut), des clusters « Marseille » et « Corse » (au centre) et des populations marseillaises (*sensu stricto*) (en bas) obtenus avec STRUCTURE.

169

Figure VI-7b Structure du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » (en haut), des clusters « Marseille » et « Corse » (au centre) et sous-structure du cluster « corse » (en bas) obtenus avec FLOCK.

170

Figure VI-8a Structure du cluster « Var/Alpes-Maritimes » (en haut), des clusters « Giens » et « Lardier » (en bas) obtenus avec STRUCTURE.

171

Figure VI-8b Structure du cluster « Var/Alpes-Maritimes » (en haut), des clusters « Giens » et « Lardier » (au centre) et sous-structure du cluster « Lardier » obtenus avec FLOCK.

172

Figure VI-9 Isolement par la distance des sous-clusters « Marseille » (A), « Corse » (B), « Giens » (C) et « Lardier » (D). La distance génétique correspond à $F_{st}/(1-F_{st})$ et les distances géographiques sont en kilomètres. Attention toutes les distances géographiques ne sont pas à la même échelle.

174

Chapitre VII Discussion générale

187

Figure VII-1 Dynamique des populations de *Macrocystis pyrifera* le long de la côte ouest américaine et mexicaine (Reed et al. 2006; Kinlan 2007)

193

Figure VII-2 Organigramme des questions posées dans le cadre de la conservation génétique d'espèces sauvages menacées (d'après Frankham et al. 2002). En noir : les données qui existaient avant la thèse ; en vert : les données apportées par cette thèse ; en rose : les données toujours manquantes ; en violet : les indications de gestion de l'espèce. N : Nombre d'individus d'une population ; Ne : effectif efficace d'une population ; PVA : Population Viability Analysis. Les flèches vertes et rouges indiquent la réponse aux questions posées dans les cadres (vert=oui et rouge=non), les flèches noires indiquent le lien entre les différents cadres

197

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre I Introduction générale	1
<u>Tableau I-1</u> Les différents éléments de la biodiversité du plus large au plus spécifique (respectivement de haut en bas) répartis dans les 3 groupes (Gaston 2010).	5
 Chapitre II Synthèse des connaissances sur le genre <i>Cystoseira</i> C.Agradh	 19
<u>Tableau II-1</u> Liste des taxons reconnus du genre <i>Cystoseira</i> avec leur autorité, les synonymes homotypiques (basionyme) et hétérotypiques associés à chaque espèce. * : indique les espèces endémiques à la mer Méditerranée ; var : variété ; f : forme ; subsp : sous-espèce (d'après Algaebase dernière visite novembre 2012).	23
<u>Tableau II-2</u> Position systématique du genre <i>Cystoseira</i>	29
<u>Tableau II-3</u> Résumé de la nouvelle classification proposée. (Draisma <i>et al.</i> 2010)	32
<u>Tableau II-4</u> Comparaison des groupes de <i>Cystoseira</i> formés à partir de la phylogénie (Draisma <i>et al.</i> 2010) et de différences embryologiques (Guern 1962).	42
<u>Tableau II-5</u> Comparaison des premiers stades de développement des trois groupes (Guern 1962).	43
<u>Tableau II-6</u> Biomasse sèche (g.m ⁻²) de quelques espèces du genre <i>Cystoseira</i> .	46
<u>Tableau II-7</u> Biomasses sèches (g/m ²) de quelques écosystèmes marins et terrestres.	47
<u>Tableau II-8</u> Répartition des taxons du genre <i>Cystoseira</i> en Méditerranée (algaebase.org).	49
<u>Tableau II-9</u> Répartition des espèces dans le reste du monde	50
<u>Tableau II-10</u> Présentation des lieux de vie et de la phylogénie des quatre espèces cibles	59
<u>Tableau II-11</u> Caractères morphologiques des quatre espèces cibles	60
 Chapitre III Répartition géographique des populations de quatre espèces de <i>Cystoseira</i> : <i>C. amentacea</i> var. <i>stricta</i>, <i>C. barbata</i>, <i>C. crinita</i> et <i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i>	 61
<u>Tableau III-1</u> Source des données historiques pour <i>C. amentacea</i> .	69
<u>Tableau III-2</u> Source des données historiques pour <i>C. barbata</i> .	82
<u>Tableau III-3</u> Sources des données historiques de <i>C. crinita</i>	88
<u>Tableau III-4</u> Sources des données historiques de <i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i> .	91
<u>Tableau III-5</u> Estimation des populations perdues le long du littoral continental et Corse (en %)	94

Chapitre IV Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

97

Tableau IV-1 Position GPS des 2 quadrats qui marquent les limites de chaque zone au sein de chaque localisation. **103**

Tableau IV-2 Correspondance des dates et des mois. **105**

Tableau IV-3 Résultats de la PERMANOVA obtenus à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis. **109**

Tableau IV-4 PERANOVA réalisée pour chaque groupe fonctionnel Rock (a), Small (b), Medium (c) et High (d) à partir de leur matrice Euclidienne respective. % : l'estimation des composants de la variance ; Résidu : part de variance non expliquée par nos facteurs. Le terme d'interaction MoisxZone(Site) a été exclu de l'analyse pour les strates Rock, Small et Medium car sa p-value > 0.25 et l'estimation des composants de la variante de ce terme étaient < 0. **115**

Tableau IV-5 PERANOVA réalisée afin de comparer le recouvrement de la strate High et celui des autres strates réunies. **122**

Tableau IV-6 PERANOVA réalisée sur la matrice Euclidienne afin de suivre l'évolution du recouvrement des 2 espèces de *Cystoseira*. **124**

Chapitre V Caractérisation de 8 marqueurs microsatellites polymorphes pour *C. amentacea* var. *stricta* (Fucales, Sargassaceae)

133

Tableau 1 Characterization of eight polymorphic microsatellite loci in *Cystoseira amentacea* var. *stricta*, and results of the cross-amplification in *C. mediterranea*. **137**

Chapitre VI Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

139

Tableau VI-1 Populations échantillonnées d'ouest en est pour les populations continentales et du nord au sud pour les populations corses. **148**

Tableau VI-2 Tableau récapitulatif des loci utilisés dans cette étude. Les loci 27 et 35 ont été utilisés séparément alors que les loci 24, 33, 51 et 58 ont été utilisés en multiplexage. **150**

Tableau VI-3 Estimateurs de la diversité génétique des 43 populations de *C. amentacea*. Les populations sont classées en suivant la structure génétique obtenue à partir de STRUCTURE et FLOCK. **155**

Tableau VI-4 : Tableau récapitulatif des réassignations obtenues dans GENECLASS 2. **158**

Tableau VI-5 Résultat de l'analyse moléculaire de la variance (AMOVA). **159**

Tableau VI-6a AMOVA réalisée pour le cluster « Bouches-du-Rhône/ Corse » **166**

Tableau VI-6b AMOVA réalisée pour le cluster « Var/Alpes-Maritimes » **166**

CHAPITRE I
INTRODUCTION GENERALE

I.1 CONSERVATION DES ESPECES

I.1.1 Disparition des espèces

L'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) estime aujourd'hui que 70% des espèces de « plantes » connues, 21% des mammifères, 30% des amphibiens et 12% des oiseaux seraient menacés d'extinction (UICN ; iucnredlist.org dernière visite 19 Août 2012).

Depuis 500 millions d'années, la Terre a dû faire face à cinq extinctions de masse (Wake & Vredenburg 2008). La diminution du nombre d'espèces actuelles est inquiétante, s'accélère et peut laisser penser que nous sommes actuellement, comme certains auteurs le prédisent (Leakey & Lewin 1996; Chapin III *et al.* 2000) en train de vivre la 6^{ème} extinction de masse.

Ce qui différencie les extinctions actuelles des précédentes, est la responsabilité de l'Homme dans la disparition des espèces. Si l'environnement est, naturellement, en perpétuel changement, l'Homme, de par ses activités et ses besoins vitaux, détruit ou modifie souvent celui-ci, de manière irréversible. En effet l'augmentation démographique entraîne une expansion de l'aire de répartition humaine qui est la cause majeure des atteintes faites à la nature (Chapin III *et al.* 2000). Ainsi, la construction d'habitations entraîne une perte et/ou une détérioration des habitats terrestres et côtiers marins. Les activités humaines industrielles sont directement responsables de la pollution de nombreux milieux et indirectement des changements climatiques qui sont autant de bouleversements rapides auxquels les espèces doivent faire face (Helmuth *et al.* 2006). Soit les différentes populations d'une espèce résistent (adaptation, plasticité phénotypique) soit elles disparaissent entraînant ainsi la disparition de l'espèce (Hoelzel 2010) Les menaces, quelles soient naturelles ou anthropiques, peuvent avoir un impact clairement visible sur les populations comme la diminution du nombre d'individus ou un impact plus discret qui ne sera mesurable que par des études génétiques comme une perte de diversité génétique ou la consanguinité. La rapidité des changements qu'elles entraînent dépend de l'intensité, la chronicité ou la combinaison de ces menaces. Les modifications démographiques entraînent des modifications génétiques qui à leur tour peuvent modifier les caractéristiques morphologiques et/ou démographiques. Ce rétrocontrôle positif est appelé vortex d'extinction et est présenté dans la Figure (I-1).

Conservation des populations en régions PACA et Corse

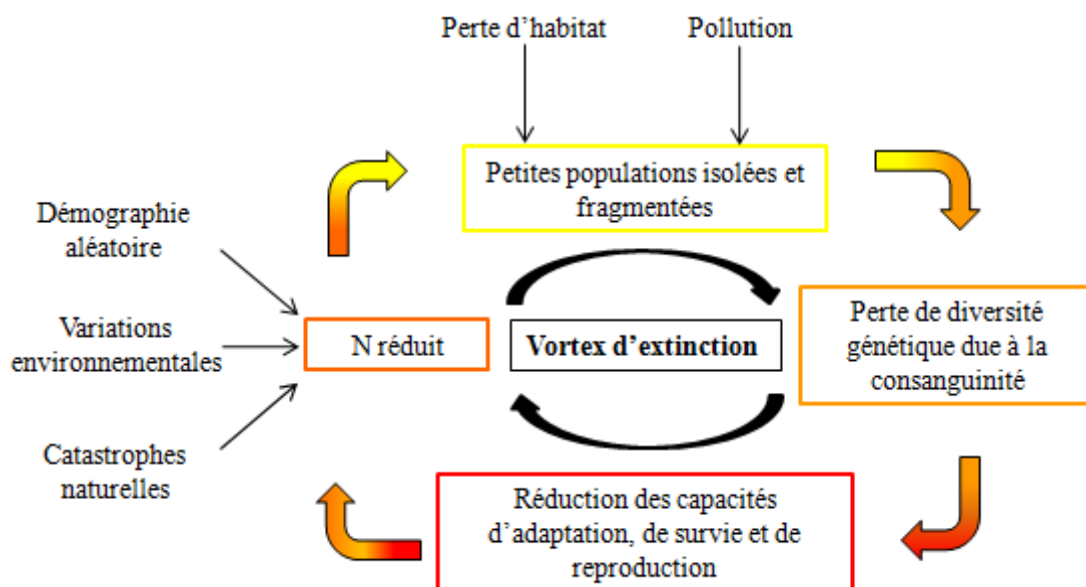


Figure I-1 Schéma du « vortex d'extinction » des espèces (d'après Frankham et al. 2002).
N :effectif

Cependant cette représentation est très simplifiée et le lien entre diminution des effectifs et extinction par perte de diversité génétique et réduction des capacités d'adaptation des n'est pas si simple (voir revue de Bouzat 2010). Ainsi un bottleneck peut sur certaines populations n'entraîner aucun changement de la diversité génétique voir même une augmentation (voir revue de Bouzat 2010).

I.1.2 Diversité biologique ou Biodiversité

I.1.2.1 Définitions

La relation entre la diversité spécifique et la stabilité des écosystèmes a nourri de nombreux débats dans le milieu des années 1970 (voir la revue de Meine 2010).

Avant les années 1970, la communauté scientifique pensait que la diversité spécifique augmentait la stabilité des écosystèmes et de nombreux travaux confirmaient cette corrélation. Ainsi les invasions étaient plus fréquentes dans les cultures où l'impact de l'Homme a simplifié les communautés (exemple des monocultures). Pourtant les travaux de May (1973) montrent que la diversité tend à déstabiliser la dynamique de la communauté. Les travaux de Yodzis (Yodzis 1981 *in* McCann 2000) ont montré, à partir de la modélisation, que des réseaux trophiques associés à des forces d'interaction entre les organismes, étaient généralement plus stables que des réseaux trophiques construits aléatoirement. Ainsi les interactions entre les organismes plus que le nombre d'organismes, semblent avoir un rôle crucial dans la stabilité d'un écosystème. Le nombre

d'espèces seul n'est donc pas le moteur de la stabilité des écosystèmes. Cette dernière dépend de la diversité en termes de groupe fonctionnel. Un écosystème sera d'autant plus stable que les communautés ou les groupes fonctionnels qui le forment sont capables de coexister et de s'adapter (McCann 2000).

Dès les années 1970, le terme de « diversité biologique » est utilisé par la communauté scientifique (Meine 2010). Pourtant la diversité biologique ou biodiversité, n'a été définie que durant le sommet de la Terre à Rio en 1992 comme étant « la variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes ». Cette convention a été ratifiée, à ce jour, par environ 190 pays, dont la France depuis le 1er juillet 1994.

La biodiversité peut être étudiée sous différents angles : la diversité des organismes, la diversité écologique et la diversité génétique (Gaston 2010), qui seront décrits plus tard. Pour chacune de ces approches, la diversité peut être interrogée à différents niveaux (Tableau I-1).

Tableau I-1 : Les différents éléments de la biodiversité du plus large au plus spécifique (respectivement de haut en bas) répartis dans les 3 groupes (Gaston 2010).

Diversité des organismes	Diversité écologique	Diversité génétique
Domaines ou Règnes	Domaines biogéographiques	
Phylums	Biomes	
Familles	Provinces	
Genres	Ecorégions	
Espèces	Ecosystèmes	
Sous-espèces	Habitats	
<u>Populations</u>	<u>Populations</u>	<u>Populations</u>
Individus		Individus
		Chromosomes
		Gènes
		Nucléotides

I.1.2.2 Diversité des organismes

Le Tableau I-1 décrit la diversité des organismes via toutes les échelles de la taxonomie, du règne à l'individu. Cette diversité se base sur les différences morphologiques ou physiologiques. L'apport des techniques moléculaires ne cesse de remettre en cause l'appartenance d'individus à telle ou telle espèce, genre ou famille. C'est pourquoi la

Conservation des populations en régions PACA et Corse

taxonomie est une discipline en perpétuelle amélioration. L'évaluation de cette diversité est souvent basée sur le nombre d'espèces vivantes (richesse spécifique) car le nombre d'individus présents sur Terre reste difficile à évaluer (Gaston 2010).

I.1.2.3 Diversité écologique

La diversité écologique est décrite par Gaston (2010) comme la diversité qui regroupe toutes les échelles écologiques de la population aux biomes en passant notamment par l'habitat et l'écosystème. L'évaluation de cette diversité est délicate car encore aujourd'hui les délimitations entre les différentes échelles écologiques sont difficiles à conceptualiser (Gaston 2010). Cependant cette diversité écologique permet de comprendre l'importance de l'habitat et de l'écosystème dans la préservation de la biodiversité.

I.1.2.4 Diversité génétique

La diversité génétique est un des composants de la génétique des populations. Elle est définie comme le nombre de locus polymorphe, la variété d'allèles et leurs fréquences et de génotypes présents dans la population étudiée (Gregorius 1978). Cette diversité est générée par la mutation ou introduite par la migration (Frankham *et al.* 2002). La diversité allélique peut varier à cause de la dérive génétique (voir Encart 1). Sa mesure se base sur des marqueurs moléculaires comme les microsatellites qui sont des marqueurs en général très polymorphes (variété d'allèles), co-dominants (hétérozygotie) et considérés comme neutres (non soumis à la sélection) (Jarne & Lagoda 1996).

La perte de la diversité génétique est associée entre autres, à une diminution des capacités d'adaptation de l'espèce face aux changements environnementaux (Figure I-1).

Parmi l'ensemble des niveaux décrits dans le tableau I-1, le niveau « population » est le seul commun aux trois approches. Une « population » est définie, d'un point de vue évolutif, comme « un ensemble d'individus d'une même espèce qui vivent suffisamment proches les uns des autres, pour potentiellement pouvoir se reproduire avec n'importe quel autre membre de la population » (Frankham *et al.* 2002; Waples & Gaggiotti 2006) et d'un point de vue écologique comme « un groupe d'individus de la même espèce qui coexistent au même moment et au même endroit et qui ont la possibilité d'interagir (Waples & Gaggiotti 2006). Le niveau population est donc le niveau où se fait la reproduction.

La population est donc le seul niveau où l'étude de l'interaction entre l'individu et son environnement est possible et a un sens. L'aire de répartition d'une espèce peut-être grande (plusieurs milliers de kilomètres). Cependant les pressions naturelles ou anthropiques subies par l'espèce ne sont pas uniformes sur l'ensemble de son aire de répartition. C'est pourquoi, pour protéger une espèce, il faut s'intéresser aux populations qui la composent. Ainsi, il est plus facile, à une échelle géographique réduite, de mesurer les impacts des diverses pressions. De plus, même si en théorie, l'ensemble des individus d'une espèce peuvent se reproduire entre eux, l'éloignement géographique, entre autres, constitue parfois une barrière. Ainsi, les analyses de génétique des populations permettent de connaître la connectivité entre les populations et de définir les populations d'une espèce qui interagissent réellement.

I.1.3 Biologie de la conservation

Afin de protéger toutes les « biodiversités », il est indispensable d'adopter une approche pluridisciplinaire basée à la fois sur l'écologie, la génétique et la biologie évolutive (Meine 2010). Cette approche pluridisciplinaire correspond à la biologie de la conservation.

I.1.3.1 Définition

Il est difficile de savoir exactement quand cette discipline est apparue (Meine 2010). Il faudra attendre les années 1980 pour qu'elle devienne une discipline à part entière (Meine 2010) et la convention sur la biodiversité (1992) pour qu'elle soit caractérisée officiellement. La conservation, *in situ*, des espèces est alors définie comme « la conservation des écosystèmes et des habitats naturels et le maintien et la reconstitution de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel ».

Un des objectifs de la conservation est de « remettre en état, restaurer les écosystèmes dégradés et favoriser la survie des espèces menacées moyennant, entre autre, l'élaboration et l'application de plans ou autres stratégies de gestion » (Convention sur la biodiversité 1992).

Conservation des populations en régions PACA et Corse

I.1.3.2 L'écologie dans la conservation

L'approche écologique s'intéresse notamment au cycle de vie, au mode de reproduction (i.e. reproduction croisée ou autofécondation), à la dynamique des espèces (i.e. régression, ou progression) (Menge & Branch 2001), aux relations entre les organismes (i.e. compétition, prédation et mutualisme) (Dean *et al.* 1984, 1988), et à l'évolution d'un assemblage après une perturbation (Schiel & Taylor 1999; Barillé-Boyer *et al.* 2004). Cette discipline s'intéresse aussi aux remplacements d'un écosystème par un autre : par exemple le passage d'un herbier de *Posidonia oceanica* ou de forêts à *Cystoseira* à un « barren ground » et aux conséquences de ces changements (Bernstein *et al.* 1981).

Les données d'écologie apportent aussi des informations essentielles sur les interactions entre les différents organismes d'un même habitat et sur le fonctionnement des écosystèmes. L'étude de Duggins (1980), par exemple, montre les relations trophiques entre les kelps, les oursins et les loutres de mer. La disparition de ces dernières a entraîné une forte augmentation des oursins qui, par cascade trophique, ont entraîné une diminution de la densité et de l'abondance des forêts de kelps. La réintroduction des loutres a permis de réguler les populations d'oursins et a ainsi permis l'augmentation de la densité, de l'abondance et de la diversité spécifique des forêts de kelps. Cette diversité a diminué après l'apparition d'une espèce dominante *Laminaria groenlandica*.

I.1.3.3 La génétique dans la conservation

L'intérêt de la dimension génétique dans la conservation est apparu dans les années 1980 (Schonewald-Cox *et al.* 1984). Dans ce cadre, en termes de génétique, nous nous intéresserons plus particulièrement à la génétique des populations c'est-à-dire au devenir de la diversité et de la structure génétique des populations d'une espèce.

Comme définie précédemment, la diversité génétique regroupe la diversité allélique et génotypique dans les populations. Ces informations sont à la base de toutes les analyses qui permettent de comprendre la structure des populations d'une espèce et de mettre en évidence des phénomènes comme la consanguinité ou l'autofécondation (voir encart 1).

La diversité génétique est essentielle à la persistance, sur le long terme, de populations exposées à des variations environnementales (Bakker *et al.* 2010). En effet, lorsqu'une nouvelle perturbation intervient dans une population avec une faible diversité génétique, le risque est qu'aucun individu ne possède le génotype résistant permettant de survivre dans ce nouvel environnement. Le maintien de la diversité génétique est donc un objectif majeur dans la gestion des espèces menacées (Frankham *et al.* 2002). Cette diversité

génétique peut être compromise si les variations environnementales sont associées à une fragmentation imposée de l'habitat. Cette fragmentation est d'autant plus négative si l'espèce touchée disperse peu (Bakker *et al.* 2010). La réponse à des modifications environnementales avec ou sans fragmentation dépend aussi beaucoup du nombre de gènes impliqués dans cette réponse.

Cependant il existe de nombreux exemples d'espèces qui malgré une faible diversité génétique ont pu envahir rapidement un milieu. C'est le cas notamment de l'espèce invasive en Méditerranée *Caulerpa taxifolia*. Depuis 1984, l'espèce s'est beaucoup développée en Méditerranée (Meinesz *et al.* 2001a). Pourtant une étude génétique a montré que l'espèce était monomorphe pour de nombreux marqueurs allozymiques (Benzie *et al.* 2000).

Mais cette diversité ne se distribue pas de manière homogène dans toutes les populations, créant ainsi une structure génétique des populations.

L'étude de la structure des populations se base sur la diversité et la fréquence allélique (Wright 1931; Slatkin 1995), et permet de mettre en évidence de potentiels écarts à la panmixie (i.e. libre rencontre des gamètes) existant entre les populations (structure inter-population) et/ou au sein des populations (structure intra-population). Ces écarts se traduisent par un flux de gène limité qui entraîne une hétérogénéité locale des fréquences alléliques (Encart 1). Le flux de gènes est décrit comme l'ensemble des mécanismes résultant du mouvement des gènes entre les populations. Ce mouvement peut être assuré par des individus (migration) ou par la dispersion des zygotes (Hamilton 2011), du pollen (Kaufman *et al.* 1998) ou encore par les graines (Oddou-Muratorio *et al.* 2001). Le flux de gènes via la migration et la dispersion assure ainsi la connectivité entre les populations (Hamilton 2011). A l'inverse, l'étude de la structure des populations permet aussi d'évaluer l'isolement des populations les unes des autres (Tatarenkov *et al.* 2007).

Ces études de génétiques des populations ne se basent que sur une infime partie du génome. Dans le futur, ces études seront complétées par des données de génomiques qui permettent d'avoir accès à des données à l'échelle du génome entier (Avisé 2010).

L'ensemble des données apportées par l'écologie et la génétique sont à prendre en compte afin de mettre en place des mesures de conservations durables de la biodiversité. Par exemple la mise en place d'une aire marine protégée (AMP) nécessite des connaissances sur le cycle de vie des espèces et plus particulièrement sur le stade larvaire. Des études expérimentales peuvent donner des informations sur la dispersion des larves (étude planctonique) mais pour vraiment comprendre l'échelle de dispersion de ces larves, ces

Conservation des populations en régions PACA et Corse

données peuvent être complétées par une étude de la connectivité à partir de marqueurs moléculaires.

ENCART 1

Population idéale et taille efficace

Une population idéale est une population infinie, panmictique avec un nombre constant d'individus reproducteurs de génération en génération et des générations qui ne se chevauchent pas (Wright 1931). Comme la population idéale n'existe pas, Wright (1931) a énoncé le concept de taille efficace de la population notée (N_e). La taille efficace d'une population fait référence au nombre d'individus, dans une population idéale, qui auraient les mêmes propriétés génétiques (comme la variabilité des fréquences alléliques due au risque d'erreur d'échantillonnage d'une génération à l'autre) que celles observées dans la population réelle. L'estimation de la taille efficace se fait à partir d'échantillons génétiques temporels. En règle générale, la taille efficace d'une population est toujours inférieure à la taille de la population. La taille efficace de la population permet de mesurer le taux de dérive génétique (voir review Caballero 1994).

Richesse allélique

La richesse allélique mesure le nombre d'allèles par locus. Elle dépend de la taille efficace de la population (Nei *et al.* 1975). Comme cette richesse allélique dépend de la taille de la population, il est essentiel, pour comparer la richesse allélique de deux populations, de la normaliser. El Mousadik *et al.* (1996) ont adapté la méthode de raréfaction (Hurlbert 1971) afin de comparer la richesse allélique de plusieurs populations quand ces dernières n'ont pas le même effectif.

Diversité nucléotidique

La diversité nucléotidique est définie comme le nombre moyen de différences nucléotidiques par site entre deux séquences d'ADN aléatoires d'une population. Elle permet de mesurer le degré de polymorphisme d'une population au niveau des nucléotides. En général, cette diversité est supérieure dans l'ADN mitochondrial par rapport à l'ADN nucléaire chez les animaux (Nei & Li 1979).

Equilibre de Hardy-Weinberg

Dans une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg, les fréquences alléliques et génotypiques ne changent pas de génération en génération et ne dépendent pas du sexe. Cet équilibre est possible quand il n'y a pas de dérive génétique, pas de mutation, pas de sélection naturelle, pas de migration, une population infinie et la panmixie (Hardy 1908; Weinberg 1908).

Hétérozygotes attendus/observés (H_e/H_o)

L'hétérozygotie attendue correspond à la fréquence théorique d'hétérozygotes dans une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg, compte tenu des fréquences alléliques observées.

L'hétérozygotie observée correspond à la fréquence réelle des hétérozygotes dans la population étudiée.

Si cette population est à l'équilibre de Hardy-Weinberg, $H_e = H_o$, sinon cette population sera en déficit ou en excès d'hétérozygotes.

Dérive génétique

Dans le cas d'une population à l'équilibre de Hardy-Weinberg, les fréquences alléliques et génotypiques restent constantes au cours du temps. Dans les populations de taille finie, les fréquences alléliques varient aléatoirement de génération en génération. Ces variations sont liées au nombre fini de reproducteurs participant à la génération suivante. Ce phénomène de variation aléatoire des fréquences alléliques est appelé dérive génétique. Plus la taille de la population est réduite, plus l'impact de la dérive génétique est important. Comme la dérive génétique agit de manière indépendante dans des populations différentes, elle augmente la différence génétique entre populations au fil des générations. Dans la théorie neutraliste, la dérive génétique est le principal moteur de l'évolution moléculaire (Kimura 1985).

Flux de gènes

Le flux de gènes correspond à l'échange, par reproduction ou migration, de gènes entre des populations (Slatkin 1985 pour revue). Plus le flux de gènes entre deux populations est important, plus ces populations seront semblables d'un point de vue génétique. Sur du long terme, le flux de gènes s'oppose à la dérive génétique en terme de différenciation entre populations.

Consanguinité

La consanguinité correspond à la production de descendants issus du croisement d'individus apparentés. La consanguinité mesure la probabilité que deux allèles à un locus donné soient identiques par descendance. La consanguinité a pour conséquence une augmentation du taux d'homozygotes dans la population et la fixation d'allèles délétères (Frankham *et al.* 2002).

Autofécondation

L'autofécondation correspond à la fécondation de gamètes mâle et femelles issus du même individu. Quand l'autofécondation est totale, l'organisme ne se reproduit que par autofécondation, la totalité des hétérozygotes disparaissent ce qui donne des lignées pures en homozygotes. Quand elle est partielle, une diminution du taux d'hétérozygotes est observée jusqu'à un équilibre qui dépend du taux d'autofécondation.

Effet Wahlund (Wahlund 1928)

Cet effet correspond à une subdivision de la population étudiée en sous-populations n'échangeant pas ou peu de gamètes. Chaque sous-population peut être à l'équilibre de Hardy-Weinberg mais considérées ensemble, les sous-populations ne forment pas une population à l'équilibre. Ceci se traduit par un déficit en hétérozygotes par rapport à la situation attendue en panmixie.

Indices de fixation de Wright (Wright 1951)

Les indices de Wright, F_{it} , F_{is} et F_{st} , sont introduits pour la première fois en 1951.

Wright les introduit comme étant des mesures de corrélation gamétique au sein d'une population divisée en sous-populations. Il définit le F_{is} comme la moyenne des corrélations entre allèles d'un même individu ramenées à celles entre allèles d'une même sous-population. Le F_{st} est défini comme la corrélation entre des gamètes aléatoires tirés de la même sous-population par rapport à celle de gamètes tirés de la population totale. Enfin le F_{it} est le rapport des corrélations gamétiques à l'intérieur d'un individu et dans la population totale. Il en déduit que $F_{st} = (F_{it} - F_{is}) / (1 - F_{it})$ et donc $(1 - F_{it}) = (1 - F_{is})(1 - F_{st})$.

Nei (1977) reprend ces concepts mais il les associe à un déficit en hétérozygotes par rapport à l'attendu de Hardy-Weinberg. Il les définit alors comme :

F_{it} : mesure l'écart à la structure théorique d'Hardy-Weinberg dans la population totale.

$$F_{it} = (H_t - H_o) / H_t$$

F_{st} : mesure le déficit en hétérozygotes dans la population globale dû à une différenciation génétique entre sous populations.

$$F_{st} = (H_t - H_s) / H_t$$

F_{is} : mesure l'écart à la structure théorique d'Hardy-Weinberg au sein d'une sous-population résultant d'un écart à la panmixie dû à des comportements individuels comme l'union entre apparentés ou encore l'autogamie partielle.

$$F_{is} = (H_s - H_o) / H_s$$

H_t correspond à l'hétérozygotie attendue totale dans la population

H_s correspond à l'hétérozygotie attendue moyenne

H_o correspond à l'hétérozygotie observée moyenne

Il existe d'autres indices de structuration estimant les mêmes corrélations que les F de Wright mais plutôt à partir des variances de fréquences alléliques tels que Theta (Weir & Cockerham 1984) et Phi (Excoffier *et al.* 1992).

I.1.3.4 Le choix des espèces à préserver

Avec un nombre toujours croissant d'espèces en danger, il est impossible aujourd'hui de toutes les protéger c'est pourquoi des priorités et des choix s'imposent

Longtemps le choix des espèces à préserver s'est porté sur des espèces soit emblématiques (« Flagship species », (Simberloff 1998; Caro *et al.* 2004) telles que la panthère de Floride (*Felis concolor coryi* Bangs, 1899) ou sur des espèces dont l'habitat est si grand que leur protection assure celle d'autres organismes (« Umbrella species ») (Simberloff 1998; Roberge & Angelstam 2004).

Cependant la gestion de ces espèces n'est pas toujours facile et peut avoir des conséquences néfastes sur les autres espèces. Ainsi la protection du rat-kangourou géant de Californie (*Dipodomys ingens* Merriam, 1904) entraîne une pullulation des individus qui a pour conséquence la disparition d'une plante endémique, en danger d'extinction, *Caulanthus californicus* (S.Watson) Payson. La préservation de l'un provoque la disparition de l'autre et *vice versa* (Simberloff 1998).

La grande difficulté de la conservation des espèces est le juste équilibre à trouver qui permet la préservation de l'espèce sans être néfaste à d'autres espèces. Au cours du temps, la conservation des espèces est passée d'une problématique centrée sur quelques espèces à une problématique globale visant à protéger l'écosystème dans son ensemble. Ainsi le but n'est pas seulement de conserver une espèce mais de conserver le rôle écologique qu'elle assure au sein de l'écosystème.

La protection de l'écosystème dans son ensemble semble alors la meilleure solution de gestion (Simberloff 1998; Carignan & Villard 2002). Le but n'est pas seulement de conserver une espèce mais de conserver son rôle écologique qu'elle assure au sein de l'écosystème afin de protéger ce dernier dans son ensemble. La priorité de conservation pourrait donc être donnée aux espèces qui ont un rôle central dans la stabilité des écosystèmes telles que les espèces ingénieures (*sensu* Jones *et al.* 1994) et les espèces clé de voûte (*sensu* Paine 1969). Ces concepts ne sont pas figés et évoluent constamment en fonction des études réalisées.

I.1.3.4.1 Les espèces clé de voûte

En 1969, Paine définit l'espèce « clé de voûte » (« Keystone species ») comme une espèce dont la disparition, naturelle ou non, entraîne une profonde modification de l'écosystème. La définition n'étant pas assez exhaustive, le terme d'espèce « clé de voûte » est appliqué à de nombreuses espèces ayant des effets très variés sur leur communauté par exemple un

oursin est considéré comme clé de voûte car il empêche, par broutage, le passage d'un système dominé par les algues encroûtantes à un système dominé par des grandes algues érigés et charnues. Une proie va être considérée comme clé de voute, quand en maintenant son abondance par à un fort taux de reproduction, la densité de son prédateur est préservée et la densité d'autres proies diminue. Mills *et al.* (1993) sont donc très critiques envers ce concept et estiment que le terme de clé de voute a été trop largement utilisé, trop peu défini et n'est pas assez spécifique. Une des principales critiques que font ces auteurs est que le terme de clé de voute ne tiendrait pas assez compte des relations entre espèces ainsi que des réseaux trophiques. Face à ces critiques, Paine (1995) affine la définition d'une espèce « clé de voûte » comme « une espèce dont l'impact sur les autres espèces de l'écosystème est bien plus grand que ce qui était attendu au vu de la biomasse et de l'abondance de cette espèce ». Les espèces clé de voûte dépendent du contexte d'étude, ainsi une espèce peut être clé de voûte dans un écosystème mais pas dans un autre (Paine 1995).

I.1.3.4.2 Les espèces ingénieuses

Une espèce ingénieuse est définie par Jones *et al.* (1994) comme un organisme qui transforme directement ou indirectement son habitat. Les arbres ou les coraux transforment l'environnement physiquement par leur stature érigée. Les macrophytes marines, telles que les herbiers de phanérogames, les Kelps, les Laminaires ou les Cystoseires, forment de véritables forêts et sont aussi considérées comme des espèces ingénieuses. En effet ces organismes érigés influent sur la lumière, la sédimentation ainsi que sur la complexité de l'habitat (Carpenter & Lodge 1986).

I.2 LE CHOIX DU MODELE *CYSTOSEIRA*

En Méditerranée, les zones rocheuses sont principalement peuplées par des espèces photophiles comme celles du genre *Cystoseira* C. Agardh dont la majorité sont endémiques à la Méditerranée (voir chapitre suivant). Ces espèces présentent une stratégie de type K (durée de vie longue) et sont sténoèces (faible valence écologique). Les espèces du genre *Cystoseira* sont considérées comme ingénieuses car elles forment des forêts qui structurent l'habitat benthique des étages infralittoral et circalittoral. Pourtant de nombreuses données manquent à la mise en place d'un plan de conservation notamment sur la répartition des espèces et la génétique des populations. En effet, une seule étude de

Conservation des populations en régions PACA et Corse

génétique des populations, avant ce travail, s'est intéressée à la diversité et à la structure de *C. amentacea* var. *stricta*. Cependant cette étude a été réalisée uniquement sur 4 populations et n'a donné que des résultats préliminaires (Susini *et al.* 2007).

I.3 OBJECTIFS DE LA THESE

L'objectif de cette thèse est de compléter les connaissances existantes sur les espèces du genre *Cystoseira* présentes sur les littoraux de Provence-Alpes-Côte-d'Azur (PACA) et Corse afin de proposer des actions de conservation qui permettront de préserver ces espèces. Ce travail vise également à améliorer les informations sur la diversité génétique et la diversité écologique et s'articule autour de deux axes majeurs : l'écologie et la génétique des populations.

Le présent manuscrit est organisé comme suit :

Le **Chapitre II** correspond à une synthèse des connaissances rassemblées à ce jour sur les différentes espèces du genre *Cystoseira*. Ces données concernent surtout la description morphologique des espèces, la description des phases de la reproduction ainsi que les premières phases de développement du zygote. Cette synthèse montre que si les habitats favorables des espèces sont connus, aucune donnée n'existe sur la répartition exhaustive de ces espèces le long des littoraux de PACA et de Corse.

Comme le nombre d'espèces du genre *Cystoseira* est important (22 taxons), le présent manuscrit se concentrera sur quatre espèces ayant un intérêt particulier pour les régions étudiées : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*.

Le **Chapitre III** présente l'étude de la répartition ces quatre espèces le long des littoraux de PACA et de Corse. Ce chapitre permet de comprendre la dynamique de ces populations en comparant des données historiques issues de collections, de la littérature grise, des publications indexées ou non et des données actuelles récoltées tout au long de cette thèse. Cette étude a aussi permis d'identifier les principales menaces qui pèsent sur ces espèces.

Chapitre I : Introduction générale

Dans le **Chapitre IV**, nous avons voulu étudier les capacités de recolonisation de *C. amentacea* ainsi que sa résilience. Le but étant de savoir si cette espèce recrute, et si elle est capable de revenir naturellement dans son milieu après une perturbation ponctuelle.

Les **chapitres V et VI** se focalisent sur la génétique des populations de *C. amentacea*. L'objectif de cette étude est d'évaluer la diversité génétique et la structuration des populations, et notamment leur degré de connectivité.

Afin de réaliser cette étude, huit marqueurs microsatellites polymorphes ont été développés. L'ensemble des marqueurs ont été testés sur l'espèce vicariante *C. mediterranea*. Le **Chapitre V** présente, sous la forme d'une note technique qui a été publiée, la méthodologie mise en œuvre pour développer ces marqueurs.

Le **Chapitre VI** présente l'étude à grande échelle (43 populations), de la diversité et de la structure génétique inter et intra populations de *C. amentacea* en région PACA et Corse. Les données mises en évidence permettent en outre d'estimer la connectivité entre les populations et la consanguinité au sein des populations et apportent des informations essentielles à la préservation de cette espèce.

L'ensemble des données récoltées au cours de cette thèse est discuté dans le **Chapitre VII**. Au terme de la discussion, des axes de conservation seront proposés en vue de la préservation des *Cystoseira*.

CHAPITRE II
SYNTHESE DES CONNAISSANCES SUR LE
GENRE *CYSTOSEIRA* C. AGARDH

II.1 LES DIFFERENTES ESPECES DU GENRE *CYSTOSEIRA*

« La description des *Cystoseira* de Méditerranée est plus délicate que celles d'Atlantique à cause du nombre et de la ressemblance d'espèces affines » (Hamel 1931).

De nombreux phycologues se sont intéressés à la taxonomie du genre *Cystoseira* : (Agardh 1820, 1896; Bachelot de la Pylaie 1830; Montagne 1846; Bory de Saint-Vincent 1846; Sauvageau 1912; Ollivier 1929; Hamel 1931; Feldmann 1937; Ercegovic 1952; Giaccone & Bruni 1973; Gómez Garreta *et al.* 2001; Cormaci *et al.* 2012). Depuis le 19^{ième} siècle plus de 500 articles scientifiques concernent des taxons du genre *Cystoseira* (interrogations des bases de données en ligne Web of Science, Pascal, Aquatic Sciences and Fisheries Abstract et de la bibliothèque du MIO qui est une des plus complètes d'Europe en Phycologie).

Au total, 291 taxons ont été décrits, au niveau mondial, comme appartenant au genre *Cystoseira* (source www.algaebase.org - accès le 13 novembre 2012). Parmi les 291 taxons, 51 sont « taxonomiquement » acceptés ou reconnus par la communauté scientifique (Tableau II-1), les autres sont en cours de validation ou sont des synonymes. Parmi elles, 47 taxons ont été décrits en Méditerranée et 30 d'entre eux sont endémiques à la Méditerranée (voir paragraphe I.3 sur la répartition des espèces du genre *Cystoseira*).

La multiplication de variétés et de formes au sein du genre *Cystoseira* est due à la difficulté de détermination des taxons (voir Encart 2). En effet, certains caractères morphologiques sont incertains et variables au cours du temps. De plus, certaines espèces montrent une plasticité importante en fonction de la profondeur, de l'exposition à la houle ou de l'éclairement (Ercegovic 1952). C'est pourquoi la phylogénie du genre initiée par (Susini 2006), complétée partiellement par (Draisma *et al.* 2010), est en cours de réalisation entre le laboratoire de Phycologie de l'Université de Ghent (O. de Clerck), le laboratoire ECOMERS (T. Thibaut), le MIO (M. Verlaque), le CEAB-CSIC (E. Ballesteros). Cette étude porte sur tous les taxons méditerranéens et atlantiques.

ENCART 2

Espèce

Une espèce est une population ou un ensemble de populations dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles. Ainsi, l'espèce est la plus grande unité de population au sein de laquelle le flux génétique est possible et les individus d'une même espèce sont donc génétiquement isolés d'autres ensembles équivalents du point de vue reproductif (Mayr 1942).

Sous espèce (C.F. Boudouresque, comm. pers.)

Des différences génétiques consistantes ont été identifiées, par exemple entre populations éloignées, mais il n'y a pas d'isolement génétique.

Variété (C.F. Boudouresque, comm. pers.)

Les différences génétiques sont infimes (un seul gène, ou un allèle, éventuellement), et se matérialisent pas un caractère visible par exemple la différence de couleur entre la variété jaune et la variété bleue de *Iris lutescens*. Le brassage génétique est total. Ces variétés sont souvent en mélange en Provence.

Forme (C.F. Boudouresque, comm. pers.)

La forme correspond à une simple morphose liée à l'habitat et aux facteurs physico-chimiques.

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Tableau II-1: Liste des taxons reconnus du genre *Cystoseira* avec leur autorité, les synonymes homotypiques (basionyme) et hétérotypiques associés à chaque espèce. * : indique les espèces endémiques à la mer Méditerranée ; var : variété ; f : forme ; subsp : sous-espèce (d'après Algaebase dernière visite novembre 2012).

Espèce	var/f /subsp	Autorités	Basionyme	Synonyme hétérotypique
<i>C. abies-marina</i>		(S.G. Gmelin) C. Agardh 1820	<i>F. abies-marinus</i> S.G.Gmelin 1768; <i>Treptacantha abies-marinus</i> Kützinger 1843	<i>Phyllacantha moniliformis</i> Kützinger 1843
* <i>C. algeriensis</i>		Feldmann 1945		
* <i>C. amentacea</i>	var. <i>stricta</i>	Montagne 1846	<i>C. stricta</i> (Montagne) Sauvageau 1911	<i>C. spicata</i> et <i>C. spicata</i> subsp. <i>crassa</i> E. 1952; <i>C. stricta</i> var. <i>spicata</i> (Ercegovic) Giaccone 1973; <i>C. amentacea</i> var. <i>spicata</i> (Ercegovic) Giaccone, 1992
<i>C. amentacea</i>	var. <i>amentacea</i>	(C.Agardh) Bory de Saint-Vincent (1820) 1832	<i>C. ericoides</i> var. <i>amentacea</i> C. Agardh 1820; <i>Halerica amentacea</i> (C. Agardh) Kützinger 1843	<i>C. stricta</i> var. <i>amentacea</i> (Bory) Giaccone 1973; <i>C. spicata</i> subsp. <i>elegans</i> E, 1952
<i>C. baccata</i>		(S.G.Gmelin) P.C.Silva	<i>F. baccatus</i> S.G. Gmelin 1768	<i>F. abrotanoides</i> S.G. Gmelin 1768; <i>F. fibrosus</i> Hudson 1778; <i>C. fibrosa</i> (H) C. Agardh 1820; <i>C. thesiophylla</i> Duby 1830; <i>Phyllacantha fibrosa</i> (S.G. Gmelin) Kützinger 1843; <i>Phyllacantha thesiophylla</i> (D) Kützinger 1860
* <i>C. barbata</i>	f. <i>repens</i>	A.D.Zinova & Kalugina 1974		
* <i>C. barbata</i>	f. <i>aurantia</i>	(Kützinger) Giaccone (<i>in</i> Amico et al 1985)	<i>C. aurantia</i> Kützinger	<i>C. concatenata</i> f. <i>repens</i> A.D.Zinova & Kalugina

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	var/f /subsp	Autorités	Basionyme	Synonyme hétérotypique
<i>C. barbata</i>	var. <i>barbata</i>	(Stackhouse) C. Agardh (1809) 1820	<i>Abrotanifolia barbata</i> Stackhouse 1809	<i>F. barbatus</i> Goodenough & Woodward 1797; <i>C. hoppei</i> C. Agardh 1820; <i>C. barbata</i> var. <i>hoppei</i> (C. Agardh) J. Agardh 1842; <i>C. barbata</i> f. <i>hoppei</i> (C. Agardh) Woronichin 1908
<i>*C. barbatula</i>		Kützing		<i>C. graeca</i> Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin 1975
<i>*C. brachycarpa</i>	var. <i>claudiae</i>	(Giaccone) Giaccone (1985) 1992	<i>C. balearica</i> var. <i>claudiae</i>	
<i>*C. brachycarpa</i>	var. <i>balearica</i>	(Sauvageau) Giaccone (1912) 1992	<i>C. balearica</i> Sauvageau 1912	<i>C. caespitosa</i> Sauvageau 1912
<i>*C. brachycarpa</i>	var. <i>brachycarpa</i>	J. Agardh 1896		<i>C. balearica</i> Sauvageau 1912; <i>C.</i> <i>brachycarpa</i> var. <i>balearica</i> (Sauvageau) Giaccone 1992
<i>*C. compressa</i>	f. <i>plana</i>	(Ercegovic) Cormaci, G. Furnari, Scammanca & D. Serio (1952) 1992	<i>C. abrotanifolia</i> subsp. <i>plana</i> Ercegovic 1952	
<i>C. compressa</i>	f. <i>compressa</i>	(Esper) Gerloff & Nizamuddin (1799) 1975	<i>F. compressus</i> Esper 1799	<i>C. filicina</i> Bory de Saint-Vincent 1832; <i>C. abrotanifolia</i> f. <i>fimbriata</i> Sauvageau 1912; <i>F. fimbriatus</i> Desfontaines 1799; <i>C. fimbriata</i> Bory de Saint-Vincent 1832; <i>C.</i> <i>compressa</i> subsp. <i>rosetta</i> Ercegovic 1952; <i>C. compressa</i> f. <i>rosetta</i> (E) Cormaci et al 1992
<i>C. corniculata</i>		(Turner) Zanardini (1809) 1841	<i>F. ericoides</i> var. <i>corniculatus</i> Turner 1809	
<i>C. crinita</i>		Duby 1830		<i>F. crinitus</i> Desfontaine 1799
<i>*C. crinitophylla</i>		Ercegovic		

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Espèce	var/f /subsp	Autorités	Basionyme	Synonyme hétérotypique
<i>*C. dubia</i>		Valiante		<i>C. fucooides</i> Ercegovic 1952
<i>*C. elegans</i>		Sauvageau		
<i>*C. flaccida</i>		Kützing		
<i>*C. foeniculacea</i>	f. <i>tenuiramosa</i>	(Ercegovic) A.Gómez Garreta, M.C.Barceló, M.A.Ribera & J.Rull Lluch (1952) 2001	<i>C. discors</i> f. <i>tenuiramosa</i> Ercegovic 1952; <i>C. ercegovicii</i> f. <i>tenuiramosa</i> (E) Giaccone 1985; <i>C. schiffneri</i> f. <i>tenuiramosa</i> (E) Giaccone 1992	
<i>*C. foeniculacea</i>	f. <i>latiramosa</i>	(Ercegovic) A.Gómez Garreta, M.C.Barceló, M.A.Ribera & J.R.Lluch	<i>discors</i> subsp. <i>latiramosa</i> Ercegovic 1952; <i>C. ercegovicii</i> f. <i>latiramosa</i> (E) Giaccone 1985; <i>C. schiffneri</i> f. <i>latiramosa</i> (E) Giaccone 1992	
<i>*C. foeniculacea</i>	f. <i>schiffneri</i>	(Hamel) Gómez-Garreta <i>et al.</i> (1939) 2001?	<i>C. schiffneri</i> Hamel 1939; <i>C. ercegovicii</i> f. <i>schiffneri</i> (H) Giaccone 1985	<i>C. acanthophora</i> Schiffner 1926; <i>C. discors</i> f. <i>dubia</i> Ercegovic 1952, <i>C. pycnoclada</i> Schiffneri ex Gerloff & Nizamuddin 1976
<i>C. foeniculacea</i>	f. <i>foeniculacea</i>	(Linnaeus) Greville (1753) 1830	<i>F. foeniculaceus</i> Linnaeus 1753	<i>Phyllacantha concatenata</i> (Linnaeus) Kützing (1753) 1843; <i>F. concatenatus</i> Linnaeus 1753; <i>F. abrotanifolius</i> L 1753; <i>F. discors</i> L 1767; <i>C. concatenata</i> (L) C. Agardh 1820; <i>C. abrotanifolia</i> (L) C. Agardh 1820; <i>C. discors</i> (L) C. Agardh 1828; <i>C. ercegovicii</i> Giaccone 1973
<i>*C. funkii</i>		Schiffner ex Gerloff & Nizamuddin 1976		
<i>C. helvetica</i>		Heer 1877 (Fossil species)		

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	var/f /subsp	Autorités	Basionyme	Synonyme hétérotypique
<i>C. humilis</i>	var. <i>humilis</i>	Schousboe ex Kützing 1860		<i>C. barbata</i> var. <i>pumila</i> Montagne 1841; <i>C. pumila</i> Kützing 1860; <i>C.</i> <i>canariensis</i> Sauvageau 1912; <i>C.</i> <i>abrotanifolia</i> subsp <i>pustulata</i> Ercegovic 1952; <i>C. planiramea</i> 1975 et <i>C. epiphytica</i> 1976 Schiffneri ex Gerloff & Nizzamuddin; <i>C. compressa</i> var. <i>pustulata</i> (E) Verlaque 1988
<i>C. humilis</i>	var. <i>myriophylloides</i>	(Sauvageau) J.H.Price & D.M.John (1912) 1978	<i>C. myriophylloides</i> Sauvageau 1912	
* <i>C. hyblaea</i>		G.Giaccone 1985		
* <i>C. masoudii</i>		Nizamuddin 1995		
<i>C. mauritanica</i>		Sauvageau 1911 (in Harriot)		<i>C. selaginoides</i> var. <i>gibraltarica</i> Sauvageau 1920; <i>C. sauvageauana</i> var. <i>gibraltarica</i> (Sauvageau) Hamel 1939; <i>C. gibraltarica</i> (Sauvageau) P.Dangeard 1949
* <i>C. mediterranea</i>		Sauvageau 1912		<i>C. mediterranea</i> var. <i>valiantei</i> Sauvageau 1912
* <i>C. montagnei</i>		J.Agardh 1842		
<i>C. myrica</i>	var. <i>occidentalis</i>	J. Agardh 1896		
<i>C. nodicaulis</i>		(Withering) M. Roberts (1796) 1967	<i>F. nodicaulis</i> Whithering 1796	<i>F. mucronatus</i> Turner
<i>C. occidentalis</i>		Gardner 1923 (espèce fossile)		

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Espèce	var/f /subsp	Autorités	Basionyme	Synonyme hétérotypique
<i>*C. pelagosae</i>		Ercegovic 1952		
<i>*C. rayssiae</i>		E. Ramon 2000		
<i>*C. sauvageauana</i>		Hamel 1939		<i>C. selaginoides</i> var. <i>polyedematis</i> Sauvageau 1912; <i>C. sicula</i> Schiffneri ex Gerloff & Nizzamuddin 1976
<i>*C. sedoides</i>		(Desfontaines) C. Agardh (1799) 1820	<i>F. sedoides</i> Desfontaines 1799	
<i>C. senegalensis</i>		P.A.Dangeard 1938		
<i>C. sonderi</i>		(Kützinger) Piccone	<i>Treptacantha sonderi</i> Kützinger 1860	
<i>*C. spinosa</i>	var. <i>spinosa</i>	Sauvageau 1912		<i>F. erica-marina</i> Gmelin 1768; <i>C. erica-marina</i> (Gmelin) Naccari 1828; <i>C. adriatica</i> Sauvageauana 1912
<i>*C. spinosa</i>	var. <i>tenuior</i>	(Ercegovic) M. Cormaci, G.Furnari, G. Giaccone, B. Scammancca, & D. Serio (1952) 1992	<i>C. adriatica</i> subsp <i>tenuior</i> Ercegovic 1952; <i>C. adriatica</i> f. <i>tenuior</i> (Ercegovic) Giaccone 1973	<i>C. jabukae</i> Ercegovic 1952; <i>C. jabukae</i> subsp <i>tenuissima</i> Ercegovic 1952; <i>C. rechingerii</i> Sciffner ex Gerloff & Nizzamuddin 1975; <i>C. gerloffii</i> Nizzamuddin 1978; <i>C. jabukae</i> f. <i>tenuissima</i> (Ercegovic) Cormaci <i>et al</i> 1992

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	var/f /subsp	Autorités	Basionyme	Synonyme hétérotypique
<i>*C. spinosa</i>	var. <i>compressa</i>	(Ercegovic) Cormaci, G.Furnari, Giaccone, Scammacca & D.Serio (1952) 1992	<i>adriatica</i> subsp <i>compressa</i> Ercegovic 1952; <i>adriatica</i> var. <i>intermedia</i> (Ercegovic) Giaccone 1985; <i>adriatica</i> var. <i>compressa</i> (Ercegovic) Giaccone 1985	<i>platyramosa</i> Ercegovic 1952; <i>adriatica</i> subsp <i>intermedia</i> Ercegovic 1952
<i>*C. squarrosa</i>		De Notaris 1841	<i>C. spinosa</i> var. <i>squarrosa</i> (de Notaris) Giaccone 1978	
<i>*C. susanensis</i>		Nizamuddin		
<i>C. tamariscifolia</i>		(Hudson) Papenfuss (1762) 1950	<i>F. tamarascifolius</i> Hudson 1762	<i>F. selaginoides</i> Linnaeus 1759; <i>F.</i> <i>ericoides</i> L.1763; <i>C. ericoides</i> (L) C. Agardh 1820; <i>C.</i> <i>selaginoides</i> (L) Bory de St Vincent 1832; <i>C. ericoides</i> var. <i>laevis</i> PJL Dangeard 1949; <i>C.</i> <i>ericoides</i> var. <i>divaricata</i> PJL Dangeard 1949
<i>C. usneoides</i>		(Linnaeus) M. Roberts (1759) 1968	<i>F. usneoides</i> Linnaeus 1759	<i>F. granulatus</i> Linnaeus 1763
<i>C. wildpretii</i>		Nizamuddin 1995		
<i>C. zosteroides</i>		C. Agardh 1820	<i>F. zosteroides</i> Turner 1819	<i>Carpodesmia zosteroides</i> (C. Agardh) Greville 1830; <i>C.</i> <i>opuntioides</i> Bory de St Vincent ex Montagne 1846; <i>Phyllacantha</i> <i>opuntioides</i> (Bory de St Vincent ex Montagne) Kützing 1849; <i>Carpodesmia opuntioides</i> (Bory. Ex Montagne) Kützing 1860

II.2 PHYLOGENIE DU GENRE *CYSTOSEIRA*

Le Tableau II-2 présente la systématique du genre *Cystoseira*.

Tableau II-2 : Position systématique du genre *Cystoseira*

Embranchement	<i>Heteronkontophyta/Straménopile</i>
Classe	<i>Phaeophyceae</i>
Ordre	<i>Fucales</i> Bory de Saint-Vincent
Famille	<i>Sargassaceae</i> Kützinger
Genre	<i>Cystoseira</i> C. Agardh

Une première étude de phylogénie a été réalisée dans la thèse de M-L Susini (Susini 2006) et a montré une polyphylie du genre *Cystoseira* suggérant de scinder ce genre en trois. Ce travail de thèse a mis en évidence des espèces sœurs comme *C. mediterranea*, *C. amentacea* var. *stricta* et *C. tamarascifolia* ou encore *C. compressa* var. *pustulata* et *C. compressa*.

Ce travail a été augmenté dans une contribution plus large sur la famille des Sargassaceae (Draisma *et al.* 2010). Soixante-trois espèces réparties dans dix-neuf des vingt-quatre genres de la famille ont été analysées. La polyphylie du genre *Cystoseira* a été confirmée (Figure II-1a et II-1b).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

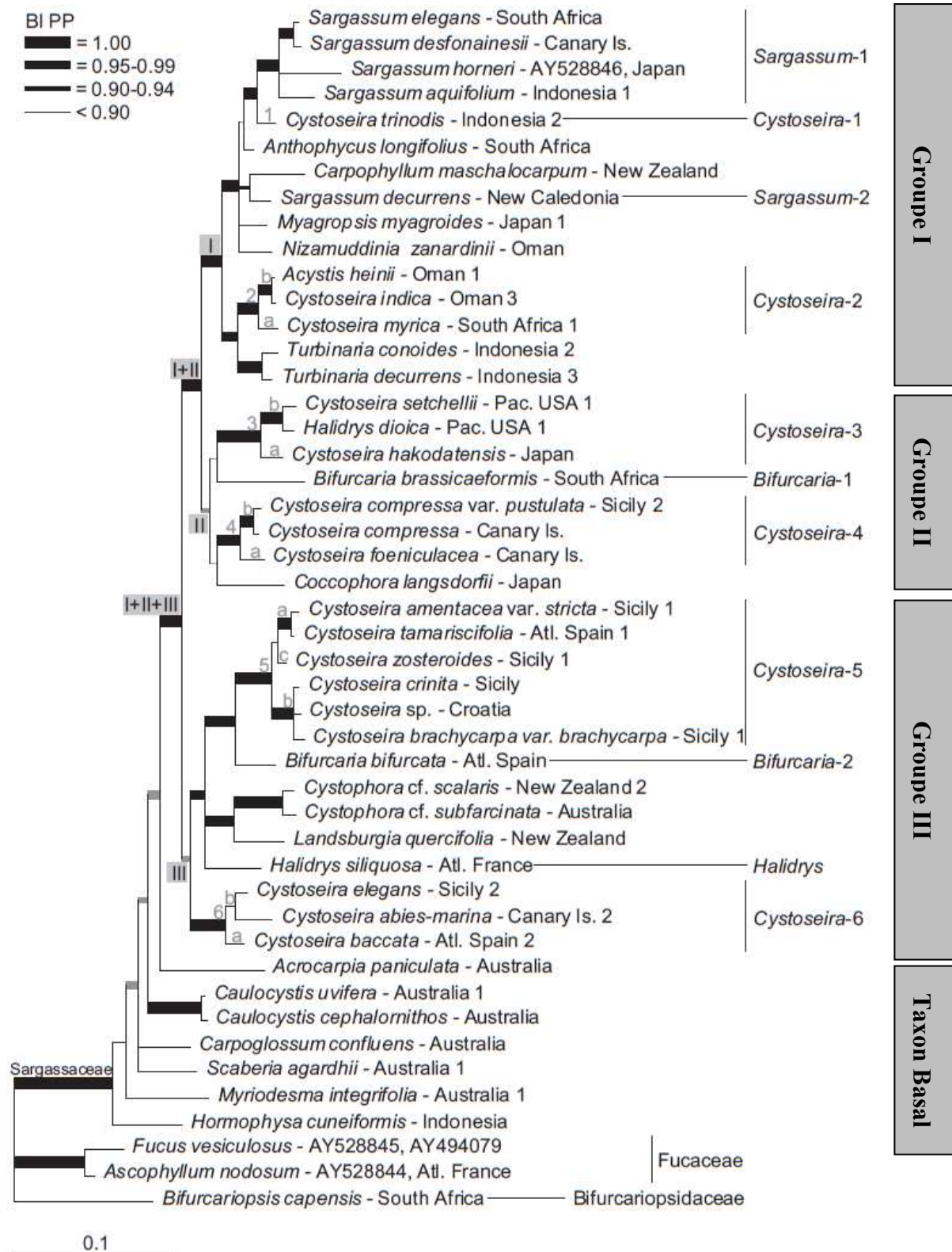


Figure II-1a : Arbre consensus basé sur les résultats des marqueurs *psbA* et l'ADN partiel *mt23S* des Sargassaceae (Draisma *et al.* 2010).

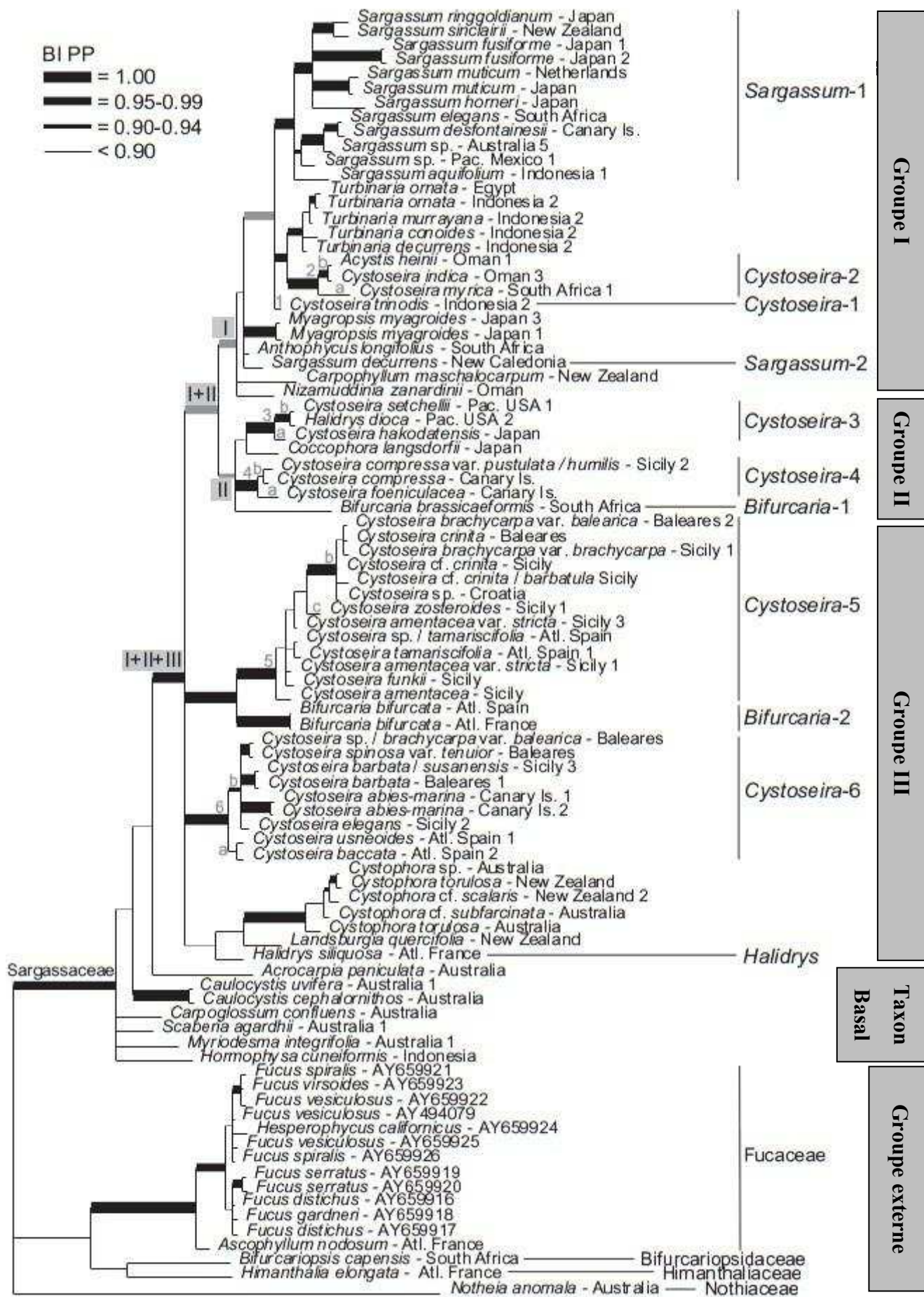


Figure II-1b : Arbre consensus basé sur l'ADN partiel mt23S des Sargassaceae (Draisma *et al.* 2010).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

A partir des résultats de ces arbres phylogénétiques, Draisma et al. (2010) proposent un certain nombre de changements dans la classification des Sargassaceae notamment en ce qui concerne le genre *Cystoseira*. Seules les espèces du clade 4 i.e. *C. compressa*, *C. foeniculacea* et *C. humilis* (Tableau II-3) resteraient liées au genre *Cystoseira*.

Tableau II-3 : Résumé de la nouvelle classification proposée. (Draisma et al. 2010)

Clade	Proposed genus name	Species included	Distribution
<i>Bifurcaria</i> -1	<i>Brassicophycus</i> gen. nov.	<i>B. brassicaeformis</i>	South Africa
<i>Bifurcaria</i> -2	<i>Bifurcaria</i> Stackhouse 1809	<i>B. bifurcata</i> ^a	Atlantic Europe
<i>Cystoseira</i> -1	<i>Sirophysalis</i> Kützinger 1843	<i>S. trinodis</i>	Tropical Indo-West-Pacific
<i>Cystoseira</i> -2	<i>Polycladia</i> J. F. C. Montagne in Orbigny 1847	<i>P. heinii</i> , <i>P. indica</i> , <i>P. myrica</i> ^b	Eastern Indian Ocean
<i>Cystoseira</i> -3	<i>Stephanocystis</i> Trevisan 1843	<i>S. crassipes</i> , <i>S. dioica</i> , <i>S. geminata</i> , <i>S. hakodatensis</i> , <i>S. neglecta</i> , <i>S. osmundacea</i> , <i>S. setchellii</i>	Temperate-cold North Pacific
<i>Cystoseira</i> -4	<i>Cystoseira</i> C. Agardh 1820	<i>C. compressa</i> , <i>C. foeniculacea</i> , <i>C. humilis</i>	Mediterranean, northeast Atlantic, and Bermuda ^c
<i>Cystoseira</i> -5	No name proposed yet	<i>C. amentacea</i> , <i>C. barbatula</i> , <i>C. brachycarpa</i> , <i>C. crinita</i> , <i>C. funkii</i> , <i>C. mediterranea</i> , <i>C. tamariscifolia</i> , <i>C. zosteroides</i>	Mediterranean and northeast Atlantic
<i>Cystoseira</i> -6	No name proposed yet	<i>C. abies-marina</i> , <i>C. baccata</i> , <i>C. barbata</i> , <i>C. elegans</i> , <i>C. jabukae</i> , <i>C. nodicaulis</i> , <i>C. sauvageauana</i> , <i>C. sonderi</i> , <i>C. spinosa</i> , <i>C. squarrosa</i> , <i>C. susanensis</i> , <i>C. usneoides</i>	Mediterranean and northeast Atlantic
<i>Halidrys</i>	<i>Halidrys</i> Lyngbye 1819	<i>H. siliquosa</i> , <i>H. murmanica</i>	Atlantic and Arctic Europe
<i>Sargassum</i> -1	<i>Sargassum</i> C. Agardh 1820	All currently recognized species except <i>S. decurrens</i>	Circumtropical-temperate waters
<i>Sargassum</i> -2	<i>Sargassopsis</i> Trevisan 1843	<i>S. decurrens</i>	Tropical Indo-West-Pacific

Clades refer to the names used in the main text and in Figures 1 and 2.

^aThe generic status of *Bifurcaria galapagensis* is considered incertae sedis.

^bThe generic status of *Cystoseira myrica* var. *occidentalis* is considered incertae sedis.

^cSchneider and Lane (2007).

La classification des espèces du genre *Cystoseira* sera donc amenée à changer. Même si les outils moléculaires et les nouvelles techniques d'analyses permettent d'apporter de nombreuses réponses, il est essentiel de conserver à la fois une approche moléculaire et une approche plus descriptive qui se base sur des données morphologiques.

II.3 SPECIFICITES MORPHOLOGIQUES DU GENRE *CYSTOSEIRA*

Les espèces du genre *Cystoseira* ont été décrites par C. Agardh (1820) comme des algues arborescentes, très ramifiées qui peuvent atteindre, pour les plus grandes, plus d'un 1 mètre de hauteur (Gómez Garreta *et al.* 2001). Les ramifications donnent à l'algue un aspect touffu. L'ensemble des espèces du genre *Cystoseira* sont caractérisées par la présence d'un disque basal épais qui les fixe au substrat. Ce disque est d'autant plus développé que l'espèce vit dans une zone agitée.

Les principaux caractères servant à la détermination des espèces (Gómez Garreta *et al.* 2001; Cormaci *et al.* 2012; Taskin *et al.* 2012) sont :

- plante libre/ attachée (*C. barbata* f. *repens*/*C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*)
- cespiteuse/ axe simple (*C. amentacea*/*C. barbata*)
- présence/absence de tophule (Figure II-4) (*C. funkii*/*C. brachycarpa* var. *balearica*)
- présence/absence d'aérocystes (*C. usneoides*/*C. algeriensis*)
- iridescence (*C. amentacea*, *C. mediterranea*, *C. elegans*)
- apex lisse/épineux (*C. barbata*/*C. crinita*)
- position des réceptacles sur les ramifications

II.3.1 Axe primaire

Généralement cylindrique sauf pour *C. compressa*, le ou les axe(s) se développe(nt) à partir du disque basal. Les espèces à plusieurs axes sont dites cespiteuses c'est le cas de *C. amentacea*. Chez les espèces cespiteuses, il existe deux types de formation du disque basal. Soit il est épaissi par toutes les nouvelles pousses qui apparaissent après la période de reproduction soit il est formé par soudure des bases de tous les axes.

Comme ce sont des espèces pérennes, l'axe croît d'année en année mais subit aussi une usure. Ainsi l'axe de *C. crinita* présente une desquamation que Sauvageau (1912) a comparée à celle observée sur le tronc des platanes. Cette desquamation est un moyen de défense contre l'usure.

L'apex des axes diffère d'une espèce à l'autre. Saillant et lisse chez *C. barbata* ou saillant et épineux chez *C. crinita* en période de croissance, il est à peine visible chez *C. spinosa* où les tophules qui forment un corymbe autour de l'apex. Le tophule est un organe de réserve (Figure II-2), il est décrit par Sauvageau (1912) comme « une partie

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

courte et renflée, lisse ou épineuse ». Hamel (1931-1939) ajoute à cette description que les tophules ont une forme d'olive allongée.

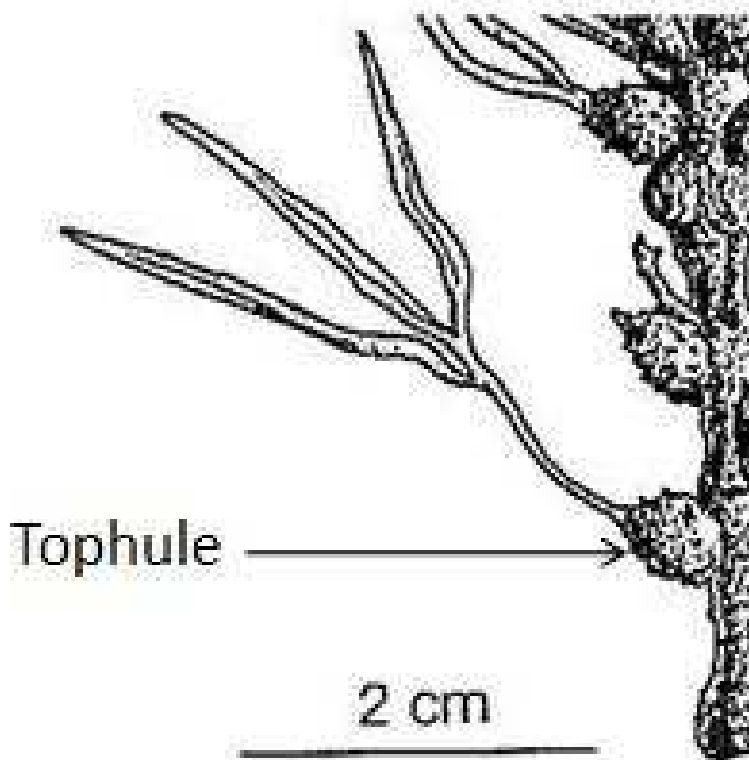


Figure II-2 : Détail d'un tophule épineux d'où part une ramification secondaire (d'après Gomez-Garreta et al. 2001).

II.3.2 Ramifications (axes secondaires et tertiaires)

Sans les rameaux, l'axe primaire est souvent plus court (Figure II-3). En hiver, les individus «prennent l'aspect de moignons rabougris» (Huvé 1972) mais avec les ramifications d'ordre supérieur, l'ensemble peut atteindre 30 cm comme pour *C. mediterranea*, *C. amentacea* (Huvé 1972, Sauvageau 1912) ou près d'1 m pour *C. zosteroides* (Ballesteros 1990a) ou plus d'1 m pour *C. barbata* ou *C. compressa*.

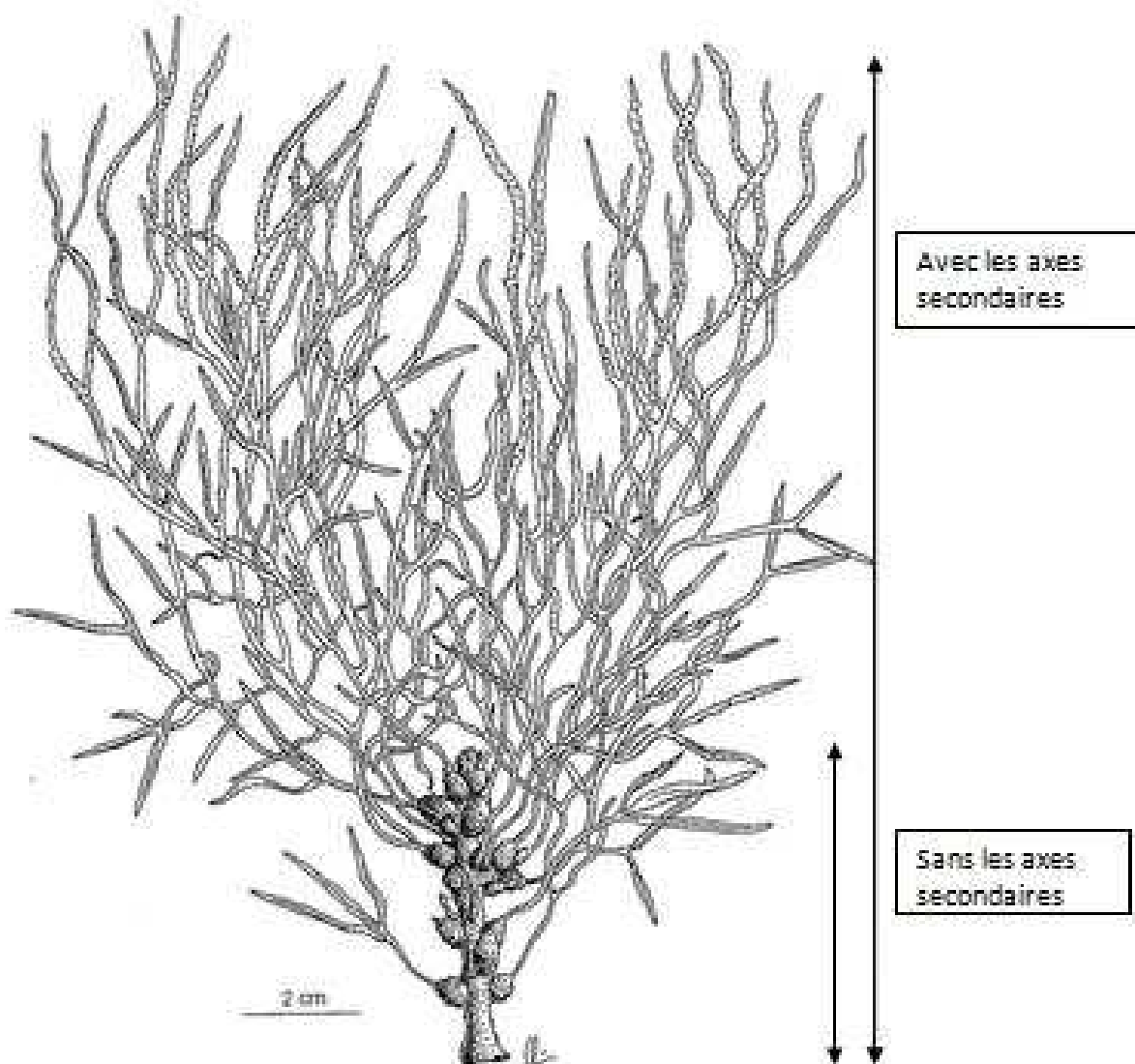


Figure II-3 : Thalle de *Cystoseira spinosa* var. *compressa* (Gómez Garreta *et al.* 2001).

Une ramification primaire se développe par prolifération de l'axe tandis que les rameaux secondaires ou tertiaires se développent aux dépens d'une « feuille » (*sensu* Sauvageau 1912). Les « feuilles » sont décrites comme étant des rameaux très courts et épineux.

Si un axe est sectionné, il sera remplacé non pas par un nouvel axe mais par plusieurs ramifications. Alors que si un rameau, quelque soit son ordre, est sectionné, un ou plusieurs rameaux du même ordre le remplacent. Pour certaines espèces la croissance des ramifications se fait en deux temps : d'abord la formation d'un tophule puis la formation d'une ramification.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Le tophule permet un développement rapide de la ramification, il persiste plusieurs années et donne ainsi de nouveaux rameaux année après année avant de noircir et disparaître. Seule la ramification est caduque.

Les espèces du genre *Cystoseira* alternent une période de forte activité de reproduction, de croissance et une période de repos (généralement pendant la saison froide). Cette périodicité est à mettre en relation avec la production de lipides (Pellegrini *et al.* 1997) (Figure II-4). Ainsi la production lipidique chez ces espèces atteint son maximum durant la période de croissance. Les lipides doivent servir de réserve d'énergie pour la croissance et la reproduction. Comme épuisées par la reproduction, les *Cystoseira*, qu'elles soient de surface ou de profondeur, perdent leurs ramifications avant d'entrer en période de repos (Sauvageau 1912). Cette perte rend leur identification plus difficile (Hamel 1931). Seules *C. compressa* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* gardent leurs ramifications toute l'année.

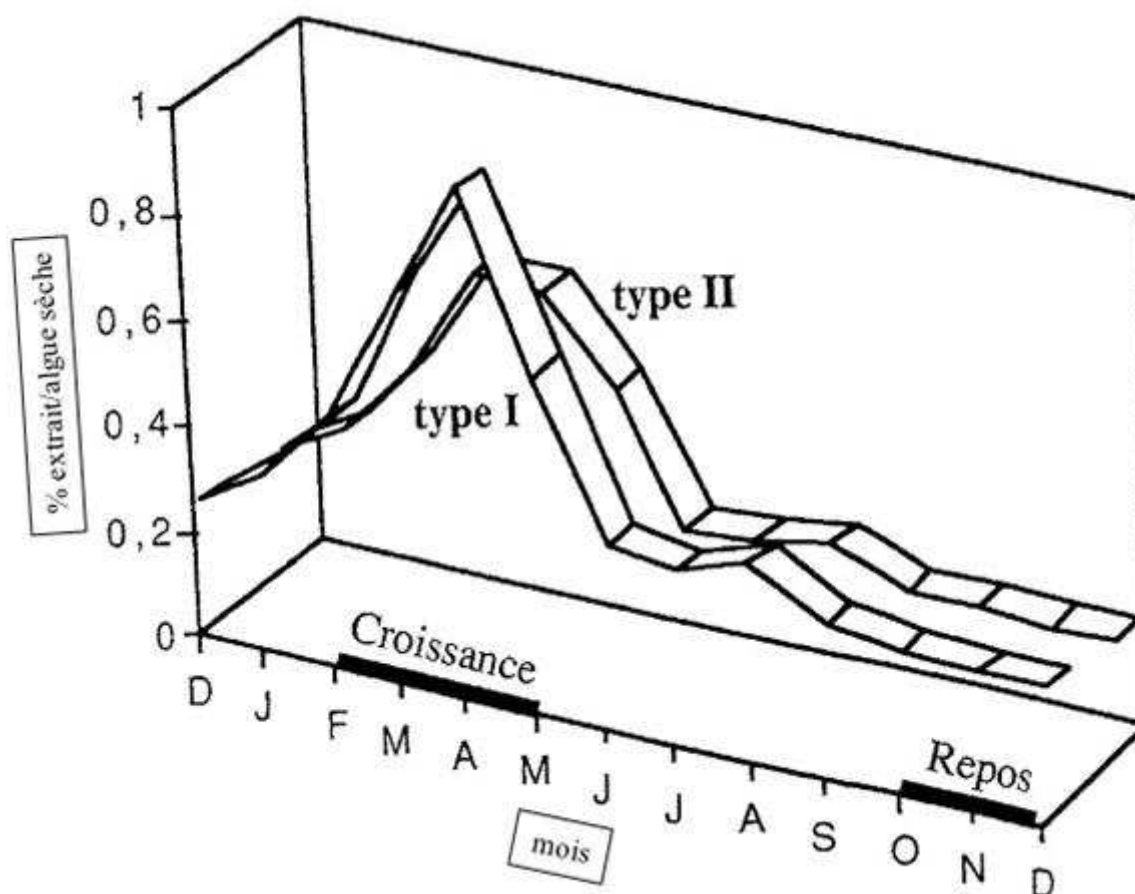


Figure II-4 : Variation du pourcentage d'extrait brut de lipide en fonction de la saison (Pellegrini *et al.* 1997).

II.3.3 Réceptacles

A l'extrémité de chaque ramification secondaire ou tertiaire à l'approche de la période de reproduction se développent des réceptacles, parties spécialisées du thalle (Hamel 1939). Seules *C. zosteroides* et *C. montagnei* possèdent des réceptacles à la base des rameaux (Montagne 1846, Hamel 1931-1939). Les réceptacles renferment les conceptacles qui eux même abritent les cellules reproductrices.

II.3.4 Conceptacles

Thuret (1854), qui s'est intéressé aux « zoospores des algues et aux anthéridies », décrit dans son ouvrage, les conceptacles comme des cavités sphériques situées sous « l'épiderme » de l'algue (Figure II-5). Les conceptacles sont des cryptes pilifères fertiles. Ils communiquent avec le milieu extérieur par l'ostiole.

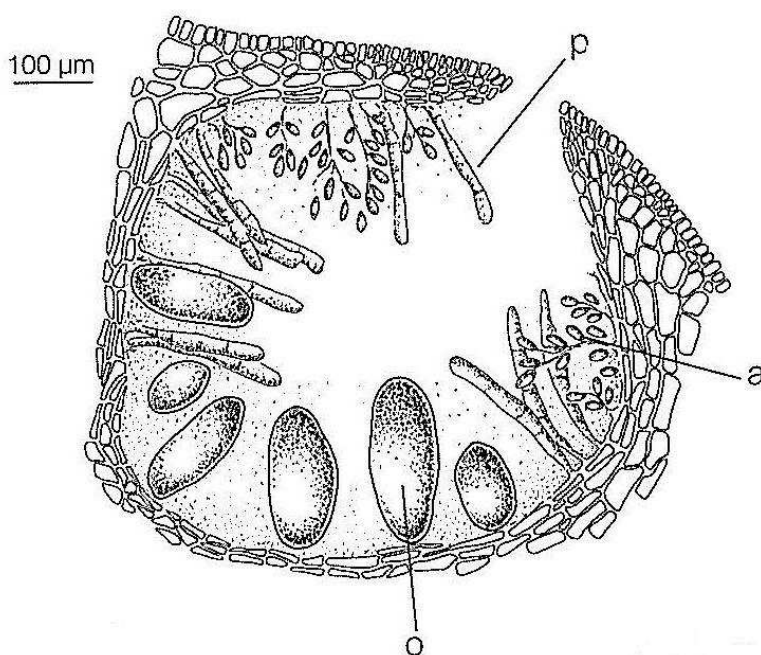


Figure II-5 : Schéma d'une coupe transversale de conceptacle chez *C. mediterranea*. a- gamétocyste mâle, o- gamétocyste femelle et p- paraphyse (Gómez Garreta *et al.* 2001).

L'amélioration des techniques d'étude a permis à Sauvageau (1912) de compléter cette description. Les conceptacles sont situés soit dans la « feuille », c'est le cas de *C. abies-marina*, *C. algeriensis*, *C. amentacea*, *C. barbatula*, *C. brachycarpa* var. *balearica*, *C. corniculata*, *C. crinita*, *C. elegans*, *C. funkii*, *C. jabukae*, *C. mauritanica*, *C. mediterranea*, *C. pelagosae*, *C. rayssia*, *C. sedoides*, *C. spinosa*, *C. squarrosa*, *C. tamarascifolia*, soit dans la ramification pour les espèces dépourvues de feuilles comme *C. baccata*, *C.*

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

barbata, *C. dubia*, *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, *C. humilis*, *C. nodicalis*, *C. susanensis*, *C. usneoides* (Cormaci *et al.* 2012).

L'intérieur des conceptacles est tapissé de paraphyses et de poils fertiles qui donneront les gamétocystes mâles et les gamétocystes femelles. Ces derniers occupent le fond du conceptacle alors que les gamétocystes mâles se situent près de l'ostiole où elles sont disposées en couronne (Thuret 1854; Sauvageau 1912; Guern 1962). Les gamétocystes mâles et femelles donneront respectivement les gamètes mâles et les gamètes femelles.

Sauvageau (1912) décrit ces espèces comme vivaces et polycarpiques. En effet, Camille Sauvageau a pu observer, à Banyuls, des individus de *C. barbata* comportant des conceptacles dont certains étaient hermaphrodites tandis que d'autres étaient mâles. Il n'a cependant pas observé d'individus totalement femelles pour cette espèce. D'autre part, il a décrit pour d'autres espèces dont *C. compressa* et *C. humilis* var. *myriophylloides*, la présence de trois types de conceptacles (hermaphrodite, mâle, femelle) au sein d'un même réceptacle.

Au cours de ses nombreuses observations, Guern (1962) a toujours observé des conceptacles hermaphrodites. Elle a cependant noté que la proportion de gamétocystes mâles et femelles n'était pas toujours équitable et que certains conceptacles étaient plus mâles que femelles et *vice versa*.

Ainsi la grande majorité des espèces du genre *Cystoseira* semble donc monoïque.

II.4 CYCLE DE VIE

Parmi les trois types de cycle de vie énoncé par (Richerd *et al.* 1993), les espèces du genre *Cystoseira*, présentent un cycle monogénétique diplobiontique. En effet la majorité du cycle correspond à un sporophyte diploïde (2N), la phase haploïde étant uniquement représentée par les gamètes (Figure II-6).

Certaines études menées sur d'autres algues brunes (Laminariales), montrent que le gamétophyte subsiste à l'état de quelques cellules dans les conceptacles du sporophyte (Sauvageau 1915; Dayton 1985). Cette hypothèse devrait être vérifiée chez les espèces du genre *Cystoseira*.

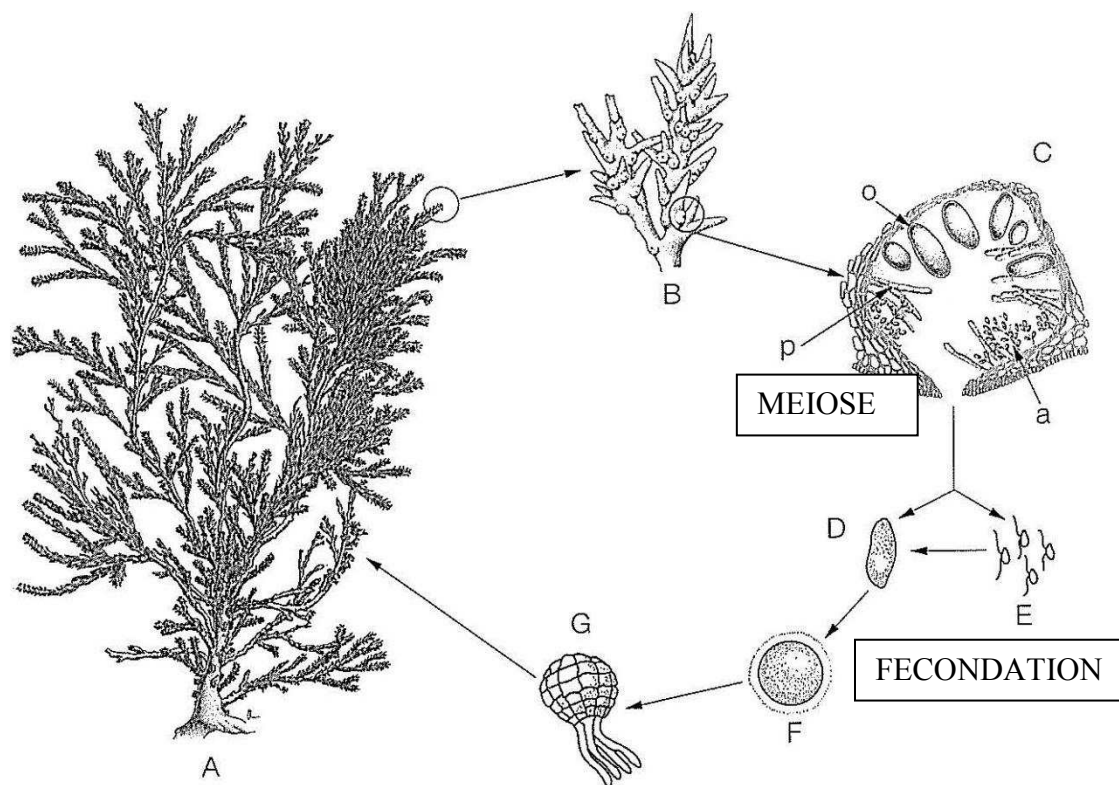


Figure II-6 : Schéma du cycle de vie des espèces du genre *Cystoseira*. A-individu mature, B-extrémité d'une ramification avec des conceptacles, C-conceptacle en coupe transversale (cf. Figure 7 pour les détails), D-gamète femelle, E-gamète mâle, F-zygote et G-zygote avec rhizoïdes (Gómez Garreta *et al.* 2001).

II.5 REPRODUCTION

Les études successives de Thuret (1854), Sauvageau (1912), Guern (1962), Susini (2006) entre autres, ont permis de mieux comprendre le mode de reproduction des Fucales et plus particulièrement des espèces du genre *Cystoseira*.

Chez les Fucales, la reproduction est oogame. En effet, il existe une différence de la morphologie entre gamète mâle petit (5 μm) et mobile grâce à ses deux flagelles et le gamète femelle qui est lui gros (100-200 μm) et peu ou pas mobile (Thuret 1854, Sauvageau 1912, Guern 1962).

Les gamétocystes mâles sont décrites par Thuret (1854) comme des sacs ovoïdes transparents abritant les 64 gamètes mâles. La principale différence qu'observe Guern (1962), et qu'a observée Sauvageau avant elle, est la présence d'un stigma rouge chez certaines espèces (groupe *C. mediterranea* Tableau II-4). Pour d'autres espèces (groupe *C. compressa*, Tableau II-4) ce stigma est absent. Susini (2006) a observé ce stigma rouge

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

chez *C. amentacea*. Thuret (1854) avait déjà remarqué ce point rouge-orangé mais le pensait systématique.

Au moment de la reproduction, les gamètes mâles sont les premiers émis. D'après Sauvageau (1912) la membrane du gamétocyste mâle reste dans le conceptacle. Seuls les gamètes sont expulsés à travers l'ostiole. Ils apparaissent dans le milieu en un paquet, commencent à agiter leurs flagelles et se séparent. Pour Guern en revanche, la membrane interne du gamétocyste mâle est expulsée dans le milieu, se gélifie avant de libérer un nuage de gamètes mâles ; nuage orangé pour le groupe *C. mediterranea* et nuage brillant pour le groupe *C. compressa*. Aucune étude plus récente ne permet de privilégier une des deux observations. L'absence de point rouge sur ceux du groupe *C. compressa* rend la fécondation plus difficile à observer et à décrire (Sauvageau 1912, Guern 1962). Les gamètes mâles sont vifs et actifs pendant plusieurs heures (Thuret 1854). Ils sont mobiles grâce à deux flagelles : un long dirigé vers l'arrière et un court dirigé vers l'avant (Guern 1962). Ils restent à proximité de l'ostiole.

Les gamètes femelles sont décrits par Thuret (1854) comme de grandes spores ovoïdes qu'il est facile de faire germer. Le noyau du gamète femelle subit plusieurs divisions et donne 8 noyaux fils. Chez les Fucales, le nombre de gamétocystes femelles formées à partir de ces noyaux dépend du genre (Figure II-7) (Guern 1962).

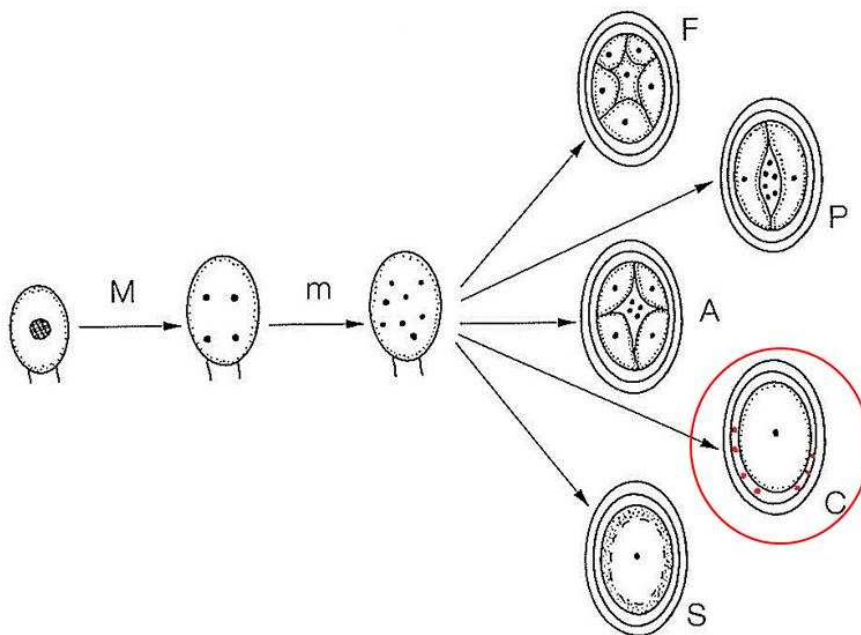


Figure II-7 : Schéma des différents types de formation de l'oogone. M-méiose, m-mitose, F-*Fucus*, P-*Pelvetia*, A-*Ascophyllum*, C-*Cystoseira* et S-*Sargassum* (Gómez Garreta *et al.* 2001).

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Guern (1962) décrit deux types d'émission des gamètes femelles :

Le premier type (groupe *C. mediterranea*) est une émission en un temps. En 30 minutes, 5 à 6 gamètes femelles sont expulsés. A leur sortie, ils traversent le nuage de gamètes mâles, la fécondation a lieu et les œufs tombent sur le substrat.

Dans les 12 à 15 h qui suivent la fécondation, les gamètes femelles fécondés s'entourent d'une membrane de fécondation qui les protège de la polyspermie létale, et les fixe au substrat. L'œuf, ainsi formé, commence alors sa segmentation soit 15 à 24 h après la fécondation (Susini 2006). La cellule rhizoïdale apparaît à la seconde segmentation et définit ainsi le pôle rhizoïdal de l'embryon. Pour le groupe *C. mediterranea* de Guern (1962) ou groupe III de Draisma et al. (2010), la cellule rhizoïdale donne 4 rhizoïdes primaires (Figure II-8A).

Quand ces derniers atteignent 200 μm , soit 4-5 jours après le début de la segmentation, l'embryon augmente de volume et se sépare de la membrane de fécondation devenue trop petite. L'embryon est désormais fixé au substrat par ses rhizoïdes.

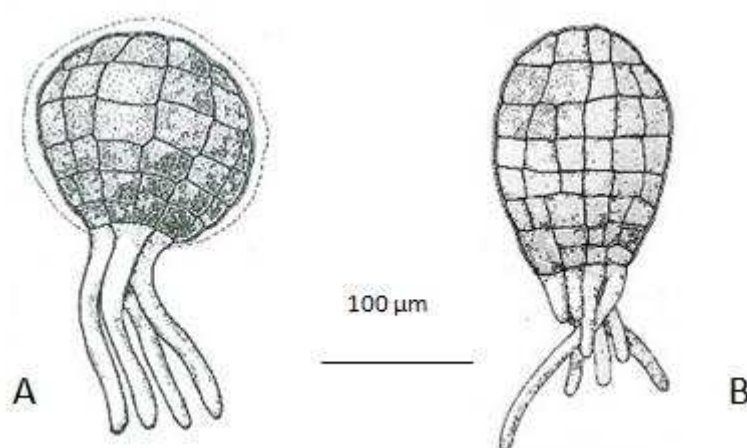


Figure II-8 : A) Schéma d'un embryon de 10 jours du groupe *C. mediterranea* avec ses 4 rhizoïdes. (Guern 1962). B) Schéma d'un embryon de 2 jours du groupe *C. compressa* avec ses 8 rhizoïdes. (Guern 1962).

Le second type (groupe *C. compressa*) est une émission en deux temps. Le gamète femelle, de forme ovoïde, est émis mais reste attaché au conceptacle par une épaisse enveloppe mucilagineuse (ou membrane de fécondation). Le mucilage le protège des bactéries et des diatomées mais n'empêche pas la fécondation. Les gamètes femelles restent accrochés au thalle 12 à 15 heures. Quand la segmentation commence, l'embryon est toujours entouré de la membrane de fécondation. Puis les œufs se détachent, coulent et se fixent au substrat à l'aide de leurs rhizoïdes. Dans ce groupe, correspondant aux

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

groupes 1 et 2 chez Draisma et al. (2010), il se développe en moyenne 8 rhizoïdes primaires d'après Guern (1962) (Figure II-8B) et peut en présenter jusqu'à 12 pour *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*.

Ces deux groupes avaient déjà été remarqués par Sauvageau (1912) sans qu'elle les distingue complètement.

II.6 COMPARAISON DES DONNEES MORPHOLOGIQUES ET PHYLOGENIQUES

Au vue de l'ensemble des données exposées dans les paragraphes précédents, il semblerait que la distinction d'une espèce à l'autre ne soit pas aisée. En effet les groupes existants au sein du genre *Cystoseira*, ne se différencient pas par des caractères morphologiques nets.

Parmi les espèces du clade 5 de Draisma et al (2010), i.e. le groupe de *C. amentacea* var. *stricta*, certaines espèces sont cespiteuses d'autres non, certaines ont des tophules d'autres non ou encore toutes ne sont pas iridescentes etc.

Quand les groupes phylogénétiques de Draisma et al (2010) sont comparés aux groupes embryonnaires de Guern (1962), une cohérence est quand même observée (Tableau II.4). Guern a formé ses groupes en se basant sur les premiers stades de développement, la taille des oosphères et d'autres caractères précoces comme la segmentation du zygote (Tableau II-5).

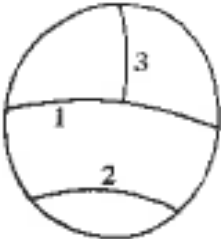
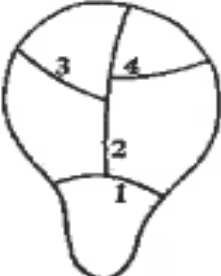
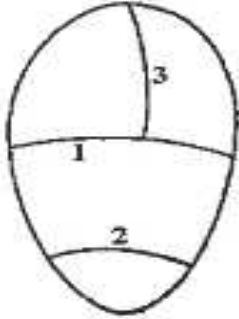
Tableau II.4 : Comparaison des groupes de *Cystoseira* formés à partir de la phylogénie (Draisma et al 2010) et de différences embryologiques (Guern 1962)

Guern 1962	Espèces	Draisma <i>et al.</i> 2010	
Groupe compressa	<i>C. compressa</i> , <i>C. foeniculacea</i> , <i>C. humilis</i>	Groupe II	clade 4
Groupe mediterranea	<i>C. amentacea</i> , <i>C. barbatula</i> , <i>C. brachycarpa</i> , <i>C. crinita</i> , <i>C. funkii</i> , <i>C. zosteroides</i> , <i>C. mediterranea</i> , <i>C. tamarascifolia</i>	Groupe III	clade 5
Groupe baccata	<i>C. baccata</i> , <i>C. barbata</i> , <i>C. elegans</i> , <i>C. abies-marina</i> , <i>C. jabukae</i> , <i>C. nodicaulis</i> , <i>C. sauvageauana</i> , <i>C. sonderi</i> , <i>C. spinosa</i> , <i>C. squarrosa</i> , <i>C. susanensis</i> , <i>C. usneoides</i>	Groupe III	clade 6

Toutes les espèces indiquées dans ce tableau ont été utilisées par Draisma et al (2010). Seules celles en gras ont été utilisées par Guern (1962).

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Tableau II-5 Comparaison des premiers stades de développement des trois groupes (Guern 1962)

	Forme et taille de l'œuf (µm)	Apparition des premières cloisons	Nombre de rhizoïdes primaires	Lieu de développement des embryons	Structure des conceptacles		Gamètes mâles
					Rameaux à anthéridies	Poils à croissance basale	
<i>C. mediterranea</i> <i>C. tamarascifolia</i> <i>C. brachycarpa</i> <i>C. elegans</i> <i>C. zosteroides</i> <i>C. barbata</i> <i>C. crinita</i>	Sphérique 90 à 130 µm		4	Sur le substrat fixé par la gélification de la membrane de fécondation	Nombreux et ramifiés	absent	Stigma
<i>C. baccata</i>	Sphérique 120 µm		4	Sur le substrat fixé par la gélification de la membrane de fécondation	Nombreux et ramifiés	absent	Stigma
<i>C. compressa</i> <i>C. foeniculacea</i> <i>C. humilis</i>	Ovoïde 100/140 à 130/180 µm		8	Aux alentours immédiats des réceptacles fixés par un pédicelle pénétrant dans le conceptacle	Peu nombreux et peu ramifiés	présent	Absence de stigma

II.7 IMPORTANCE ECOLOGIQUE DU GENRE *CYTOSEIRA*

La plupart des espèces du genre *Cystoseira* sont considérées comme des espèces qui structurent l'habitat en 3 dimensions. De ce fait, les forêts à *Cystoseira* abritent un grand nombre d'espèces (Sauvageau 1912; Funk 1927; Rull Lluch & Gómez Garreta 1989; Ballesteros 1992; Ballesteros *et al.* 1998). Certaines peuvent former de véritables forêts et des associations phytosociologiques ont été décrites : *Cystoseiretem crinitae* (Molinier 1960), *Cystoseiretum strictae* (Molinier 1960), *Cystoseiretum sauvageauanae* (Giaccone *et al.* 1994), *Cystoseiretum barbatae* (Pignatti 1962), *Cystoseiretum balearicae* (Verlaque 1987; Giaccone *et al.* 1994), *Cystoseiretum caespitosae* (Ballesteros 1990b).

Ces assemblages abritent ainsi un grand nombre d'espèces de faune et de flore. En effet, les forêts de *C. brachycarpa* var. *balearica* et *C. crinita* jouent un rôle essentiel d'abris dans la phase juvénile de nombreuses espèces de Téléostéens côtiers comme *Symphodus* spp., *Labrus* spp et *Seranus* spp. (Figure II-9) (Cheminée 2012; Cheminée *et al.* 2013).



Figure II-9 Juvéniles de *Symphodus* spp. dans des forêts à *C. crinita* à gauche et *C. brachycarpa* var. *balearica* à droite (Photos A. Cheminée).

II.7.1 Biomasse

Les biomasses annuelles des assemblages de *Cystoseira* sp. sont parmi les plus importantes de Méditerranée. Les plus fortes valeurs sont généralement trouvées entre mai et novembre alors que la biomasse est plus faible entre novembre et février (Tableau II-6). Ces valeurs indiquent que ces espèces sont parmi les plus importants producteurs primaires marins de Méditerranée. Parmi les Macrophytes, seule *Caulerpa taxifolia* (Thibaut *et al.* 2004) présente une biomasse supérieure aux différentes espèces du genre *Cystoseira*.

Tableau II-6 : Biomasse sèche (g.m⁻²) de quelques espèces du genre *Cystoseira*.

Espèces	Lieu	min	max	Référence
<i>C. amentacea</i>	Cap d'Antibes	495,63	2736,98	(Susini 2006)
	Saint-Jean-Cap-Ferrat	506,25	1452,82	
	Cap de Nice	772,5	1810,85	
	Cap Martin	639,38	2141,23	
<i>C. amentacea</i>	Le Brusc	1240	2475	(Bellan-Santini 1963)
<i>C. amentacea</i>	Marseille		2226	(Bellan & Bellan-Santini 1972)
<i>C. crinita</i>	Marseille		1295	(Bellan & Bellan-Santini 1972)
<i>C. crinita</i>	Cala Barril	663,7	1434,9	(Sales & Ballesteros 2011)
	Cala Pregonda	402,6	1737,5	
	Macar de Tirant	92,2	760,4	
<i>C. caespitosa</i>		892	2252,3	(Ballesteros 1990b)
<i>C. zosteroides</i>		1256,3	1879,8	(Ballesteros 1990a)
<i>C. spinosa</i>			453,57	(Ballesteros <i>et al.</i> 1998)
<i>C. zosteroides</i>			56,36	
<i>C. funkii</i>			28,7	
<i>C. mediterranea</i>	Punta del Moli	270,14	1630,4	(Rodriguez-Prieto & Polo 1996)
	Cala Castell	218,14	1488,89	

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Le Tableau II-7 permet de comparer les biomasses de l'écosystème à *Cystoseira* avec d'autres écosystèmes importants du monde marin.

Tableau II-7 : Biomasses sèches (g/m²) de quelques écosystèmes marins et terrestres.

Ecosystème	Biomasse (g PS/m ²)		Références
	minimum	maximum	
<i>Cystoseira amentacea</i>	603.44	2035.32	Susini 2006
<i>Ascophyllum nodosum</i>	8500	26700	Vadas <i>et al.</i> 2004
<i>Macrocystis pyrifera</i>	200	400	Reed <i>et al.</i> 2009
<i>Posidonia oceanica</i>	260.6	1284	Pergent-Martini <i>et al.</i> 1994
Récif corallien		390.6	Polovina 1984
<i>Rhizophora apiculata</i> (Espèce structurante des mangroves)		25000	Komiyama <i>et al.</i> 2008

La valeur de la biomasse de *C. amentacea* est une moyenne sur les 4 sites de Susini 2006.

Les tableaux II- 6 et II-7 montrent que les espèces du genre *Cystoseira* sont comparables en termes de biomasse à d'autres écosystèmes et occupent ainsi un rôle essentiel dans le milieu marin. Ces résultats montrent l'importance des forêts de *Cystoseira* et l'intérêt écologique de les préserver.

II.8 STATUT DE PROTECTION DES ESPECES DU GENRE *CYSTOSEIRA*

La grande importance écologique des espèces de *Cystoseira* et les menaces qui pèsent sur ces espèces ont permis de mettre 5 espèces du genre *Cystoseira* sous la protection de la convention de Berne depuis 1979. Les quatre annexes de cette convention ont été adoptées à Strasbourg en 1997. En 1999, un amendement protège officiellement *Cymodocea nodosa*, *Posidonia oceanica*, *Zostera marina*, et cinq espèces du genre *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. mediterranea*, *C. sedoides*, *C. spinosa* et *C. zosteroides* (décret n°99-615).

Depuis 2010, le nouvel amendement de l'annexe II de la convention de Barcelone (1992) protège toutes les espèces du genre *Cystoseira* à l'exception de *Cystoseira compressa*.

II.9 REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES ESPECES DU GENRE *CYSTOSEIRA*

Les différents taxons du genre *Cystoseira* se développent principalement dans toute la Méditerranée (Mer de Marmara et Mer Noire incluses). Certains se développent aussi dans le proche Atlantique.

Seize taxons présents en Méditerranée, sont aussi présents dans d'autres mers et océans du monde (Tableaux II-8 et II-9). *C. compressa* est signalée comme introduite depuis 1970 aux Bermudes (Schneider & Lane 2007).

Cependant, certaines localisations sont douteuses pour certains taxons, comme *C. amentacea* observée au Soudan ou *C. foeniculacea* observée en Mer Rouge dont Papenfuss (1968) pense qu'il y a eu une erreur d'identification. La signalisation de Silva et al. (1996) de *C. zosteroides* en Inde est douteuse ainsi que celle de *C. usneoides* au Sénégal par Price et al. (1978).

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Tableau II-8: Répartition des taxons du genre *Cystoseira* en Méditerranée (algaebase.org).

		Méditerranée																		
		Espagne	Baléares	France	Corse	Italie	Sardaigne	Sicile	Adriatique	Grèce	Mer Noire	Maroc	Algérie	Tunisie	Malte	Libye	Egypte	Etats Levant	Turquie	Proche Atlantique
<i>C. abies-marina</i>		x				x	x									x				x
* <i>C. algeriensis</i>		x	x			x							x							
<i>C. amentacea</i>	var. <i>amentacea</i>	x	x	x		x			x	x		x	x	x		x	x	x	x	
* <i>C. amentacea</i>	var. <i>stricta</i>	x	x	x	x	x	x		x	x		x	x	x	x	x			x	
<i>C. baccata</i>		x		x						x		x								x
* <i>C. barbata</i>	f. <i>repens</i>	x		x															x	
* <i>C. barbata</i>	f. <i>aurantia</i>	x	x	x	x	x	x	x	x										x	
<i>C. barbata</i>	var. <i>barbata</i>	x	x	x	x	x			x	x	x			x	x	x	x	x	x	x
* <i>C. barbatula</i>						x		x		x					x					
* <i>C. brachycarpa</i>	var. <i>claudiae</i>	x	x			x		x												
* <i>C. brachycarpa</i>	var. <i>balearica</i>	x	x	x	x	x				x			x	x		x				
<i>C. brachycarpa</i>	var. <i>brachycarpa</i>	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x				
* <i>C. compressa</i>	f. <i>plana</i>					x		x	x											
<i>C. compressa</i>	f. <i>compressa</i>	x	x	x	x	x			x	x		x	x	x		x	x	x	x	x
<i>C. corniculata</i>			x		x	x	x		x	x				x		x			x	
<i>C. crinita</i>		x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x		x		x	x	x
* <i>C. crinitophylla</i>				x	x	x	x		x	x									x	
* <i>C. dubia</i>						x		x	x	x				x				x	x	
* <i>C. elegans</i>		x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x					x	
* <i>C. flaccida</i>											x									
* <i>C. foeniculacea</i>	f. <i>tenuiramosa</i>	x	x			x	x	x	x	x									x	
* <i>C. foeniculacea</i>	f. <i>latiramosa</i>					x	x	x	x	x					x				x	
* <i>C. foeniculacea</i>	f. <i>schiffneri</i>	x	x			x	x			x	x		x	x		x		x	x	

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

<i>C. foeniculacea</i>	f. <i>foeniculacea</i>	x	x	x	x	x			x	x		x				x	x	x
* <i>C. funkii</i>					x	x	x		x								x	
<i>C. humilis</i>	var. <i>humilis</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x		x	x
<i>C. humilis</i>	var. <i>myriophylloides</i>	x		x		x			x	x		x						x
* <i>C. hyblaea</i>		x				x												
* <i>C. masoudii</i>																x		
<i>C. mauritanica</i>		x																x
* <i>C. mediterranea</i>		x	x	x		x	x			x		x	x	x		x		x
* <i>C. montagnei</i>		x	x	x	x	x	x			x				x		x		
<i>C. nodicaulis</i>		x		x								x		x				x
* <i>C. pelagosae</i>					x	x	x	x	x									
* <i>C. rayssiae</i>																	x	
* <i>C. sauvageauana</i>		x	x	x	x	x			x	x		x	x	x			x	x
* <i>C. sedoides</i>						x		x					x	x				
<i>C. sonderi</i>																		x
* <i>C. spinosa</i>	var. <i>spinosa</i>	x	x	x	x	x			x	x		x	x	x	x	x	x	x
* <i>C. spinosa</i>	var. <i>tenuior</i>			x	x	x	x	x	x	x				x	x			
* <i>C. spinosa</i>	var. <i>compressa</i>	x	x	x		x		x	x	x					x		x	
* <i>C. squarrosa</i>		x		x		x	x	x	x	x								x
* <i>C. susanensis</i>		x				x		x		x					x			
<i>C. tamariscifolia</i>		x		x		x		x		x		x	x	x			x	x
<i>C. usneoides</i>		x		x		x		x				x	x					x
<i>C. wildpretii</i>																		x
<i>C. zosteroides</i>		x	x	x	x	x			x	x		x	x	x		x	x	

* : indique les espèces endémiques ; Etats du Levant : Palestine, Liban, Syrie et Israël ; Proche Atlantique : Portugal, Açores, Cap vert, Canarie, Madère, Iles Selvagens.

Tableau II-9: Répartition des espèces dans le reste du monde.

	Atlantique									Mer baltique	Mer Rouge		Océan Indien			Pacifique
	Sénégal	Mauritanie	Sahara ouest	Irlande	Grande Bretagne	Belgique	Hollande	Bermudes	Atl. Ouest Tropical /sup trop		Soudan	Autre	Inde	Pakistan	Sri Lanka	Californie
<i>C. abies-marina</i>	x															
<i>C. amentacea</i>											x					
<i>C. baccata</i>		x	x	x	x	x	x			x						
<i>C. barbata</i>													x	x	x	
<i>C. compressa</i>								x	x							
<i>C. corniculata</i>															x	
<i>C. foeniculacea</i>	x	x	x	x	x		x					x				
<i>C. humilis</i>		x			x											
<i>C. humilis</i> var. <i>myriophylloides</i>		x														
<i>C. mauritanica</i>		x														
<i>C. myrica</i> var. <i>occidentalis</i>									x							
<i>C. nodicaulis</i>	x	x		x			x									
<i>C. occidentalis</i>																x
<i>C. senegalensis</i>	x															
<i>C. tamariscifolia</i>		x	x	x	x		x									
<i>C. usneoides</i>	x															
<i>C. zosteroides</i>													x			

II.10 REPARTITION BATHYMETRIQUE DES ESPECES DE *CYTOSEIRA* EN MEDITERRANEE

Les espèces du genre *Cystoseira* se développent dans l'étage infralittoral. En Méditerranée, les marées lunaires sont très faibles et confondues avec les marées barométriques. Des marées supérieures à 1 m sont observées au Nord de l'Adriatique (Italie et Slovénie) et dans le Golfe de Gabes (Tunisie). Dans les zones à marées, du nord de l'Adriatique, seules les espèces comme *C. barbata*, *C. compressa* qui supportent très bien l'émersion peuvent se développer. C'est aussi le cas du seul *Fucus* endémique de Méditerranée *Fucus virsoides* J. Agardh (Sfriso 2011).

II.10.1 L'étage infralittoral

L'étage infralittoral s'étend de la surface, jusqu'à la limite inférieure des herbiers de magnoliophytes marines et des macrophytes photophiles. Cette limite inférieure varie, de quelques mètres à 40m de profondeur, en fonction de la qualité de l'eau et de la topographie.

L'infralittoral est composé de trois horizons :

- un horizon supérieur (de 0 à -1 m), où l'intensité de la lumière et l'hydrodynamisme sont fortes ;
- un horizon moyen (de -1 à -15 m), où l'intensité de la lumière et hydrodynamisme, sont atténués ;
- un horizon profond (de -15 à -40 m), où l'intensité de la lumière et l'hydrodynamisme sont faibles.

Trente cinq associations ou faciès ont été décrits pour cette biocénose (Peres & Picard 1964; Pérès 1967; Meinesz *et al.* 1983; Bellan-Santini *et al.* 1994, 2002; Relini & Giaccone 2009).

II.10.1.1 Horizon supérieur de l'étage infralittoral

Sur les côtes rocheuses, cet étage regroupe plusieurs types de milieux tel que les caps rocheux battus par les vagues (Figure II-11), les petits fonds rocheux ou encore les cuvettes ou piscines naturelles (Figure II-12).

Chapitre II : Synthèse des connaissances sur le genre *Cystoseira* C. Agardh

Au niveau des caps battus (i.e. les caps et les côtes rocheuses de l'infralittoral supérieur), l'hydrodynamisme est le principal facteur qui détermine la répartition et le temps d'émersion/immersion et donc permet de définir des zones bathymétriques. Dans les zones les plus exposées à l'hydrodynamisme, seules trois espèces vicariantes peuvent être observées (*C. amentacea* var. *spicata* a été mis récemment en synonymie de *C. amentacea* var. *stricta* (Cormaci *et al.* 2012)) : *C. tamariscifolia* uniquement dans la Mer d'Alboran, *C. mediterranea* et *C. amentacea* var. *stricta* (ci après *C. amentacea*) dans différentes parties du bassin méditerranéen (Ribera *et al.* 1992). Ces espèces sont bien adaptées à ce milieu en perpétuel mouvement. (Epiard-Lahaye *et al.* 1987) a démontré une meilleure croissance et une meilleure régénération des boutures de *C. amentacea* quand l'espèce subit une alternance émersion/immersion.

Ces espèces peuvent former d'épaisses ceintures pouvant atteindre 50 à 60 cm d'amplitude verticale (Sauvageau 1912; Hamel 1931; Feldmann 1937). La forme et l'aspect de la ceinture dépendent principalement de la période de l'année (présence/absence des rameaux) (Figure II-10).

Les fonds rocheux moins exposés à l'hydrodynamisme sont propices au développement de *C. crinita*, *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, *C. barbata* (Feldmann 1937). Les espèces des petits fonds sont plus résistantes aux élévations de température et de salinité (Tremblin *et al.* 1986). Au sein des cuvettes littorales, des espèces des horizons supérieur et moyen de l'étage infralittoral cohabitent (Figure II-11). Ainsi il n'est pas rare d'observer dans la même cuvette de quelques dizaines de mètres carrés, *C. amentacea*, *C. crinita*, *C. barbata* (horizon supérieur), *C. brachycarpa* var. *balearica*, *C. sauvageauana*, *C. jabukae* (horizon moyen).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse



Figure II-10 : Ceinture à *C. amentacea* aux îles Lavezzi (en haut) et dans la réserve naturelle de Scandola (en bas). (Photos P. Robvieux)



Figure II-11 : En haut, cuvette du Cap d'Antibes abritant une population de *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*. En bas, cuvette du Tuf à Port-Cros abritant une communauté composée de *C. barbata*, *C. crinita* et *C. jabukae* (Photos P. Robvieux).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

II.10.1.2 Horizon moyen de l'étage infralittoral

Certaines associations formées par les espèces du genre *Cystoseira* (*Cystoseiretum sauvageauanae* (Giaccone *et al.* 1994), association à *Cystoseira brachycarpa* (var. *brachycarpa* [= var. *balearica* = *caespitosa*] et var. *claudiae*) sont décrites dans cet horizon.

Ces espèces arborescentes forment de véritables forêts sous-marines de plusieurs centimètres de hauteur qui ne peuvent être ignorées lors des cartographies de biocénoses. Pourtant seules quelques études cartographiques concernant le genre *Cystoseira* ont été conduites récemment sur la côte des Albères (Thibaut *et al.* 2005a), à Port-Cros (Thibaut, *et al.* 2005b), dans la zone Natura 2000 dite des « trois Caps » (Thibaut & Mannoni 2007) et aux îles Lavezzi (Thibaut *et al.* 2008).

Ces peuplements à *Cystoseira* ont fortement régressé depuis une trentaine d'années (Verlaque 1987; Thibaut *et al.* 2005a). La cause principale est un pâturage intense des herbivores, *Paracentrotus lividus* (oursin comestible) ou *Sarpa salpa* (la saupe) qui pullulent par endroits (Verlaque & Nedelec 1983; Knoepffler-Peguy *et al.* 1987; Frantzis *et al.* 1989). Le développement excessif des populations d'oursins est la résultante d'un effet cascade dû à une surpêche de leurs prédateurs (Sparidae) (Sala 1997; Sala *et al.* 1998).

Devant les côtes continentales les peuplements de grandes algues dressées des genres *Cystoseira* et *Sargassum* (*C. barbata*, *C. brachycarpa* var. *balearica*, *C. elegans*, *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, *C. jabukae*, *C. sauvageauana*, *C. spinosa*, *S. acinarium*, *S. hornschurchii* et *S. vulgare*) de l'horizon moyen de l'étage infralittoral sont devenus rares et ne forment plus que des peuplements d'espèces buissonnantes, gazonnantes ou présentant un faciès de surpâturage.

En Corse, il existe de vastes zones où des peuplements de *Cystoseira* se développent et sont denses (Ballesteros *et al.* 2002; Ganteaume *et al.* 2004; Thibaut *et al.* 2010) mais il existe aussi des zones de surpâturage (Figure II-12).

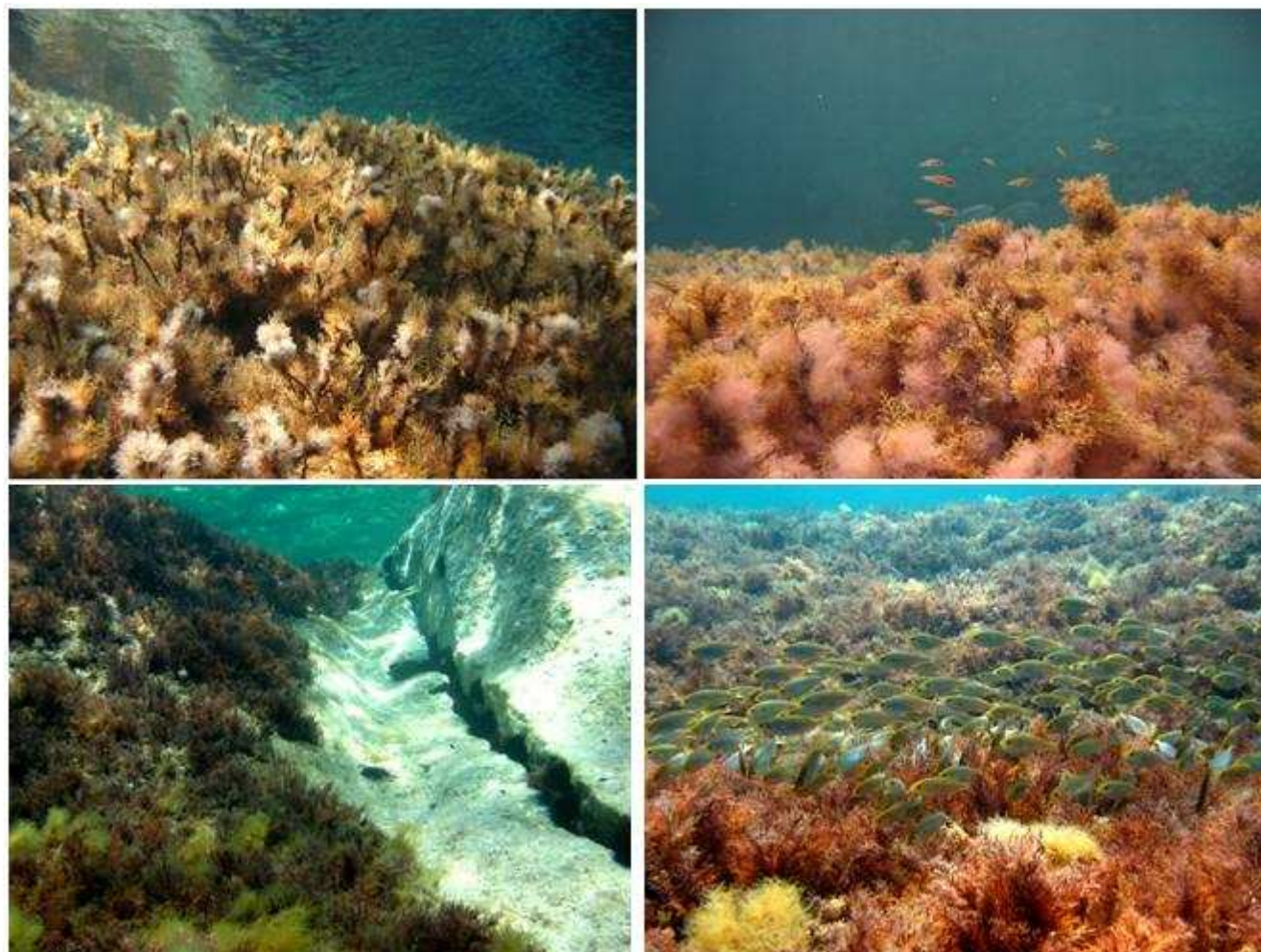


Figure II-12 : Forêts à *C. crinita* dans la baie d'Elbu, Corse (en haut à gauche) et de *C. brachycarpa* var. *balearica*, Revellata, Corse (en haut à droite). En bas à gauche, zone surpâturée par des oursins, à la Revellata et à droite banc de juvéniles de *Sarpa salpa* sur une forêt de *C. brachycarpa* var. *balearica* (photos A. Cheminée).

II.10.1.3 Horizon profond de l'étage infralittoral

Dans la zone la plus profonde de l'étage infralittoral, les informations sur la répartition des associations ou faciès d'algues colonisant les roches photophiles sont rares. Seules quelques signalisations de populations de *Cystoseira zosteroides* et *Cystoseira spinosa* var. *compressa* ont été notées. Ces deux espèces sont inscrites sur l'annexe II de la Convention de Berne.

C. zosteroides a rarement été localisée sur la côte des Albères où les populations sont en déclin (Thibaut *et al.* 2005a), les populations sont abondantes à Port-Cros (Hereu *et al.* 2008), fréquentes à Porquerolles (Ruitton *et al.* 2007a) et au Levant (Ruitton *et al.* 2007b), rares à Anthéor (Bonhomme *et al.* 2004a), rares à Antibes (Francour *et al.* 2003), rares entre le Cap d'Ail et Théoule (Holon & Descamp 2007, 2008), rares dans les calanques de Marseille (Bonhomme *et al.* 2004b), abondantes en Corse aux îles Sanguinaires et dans la réserve naturelle de Scandola (Ballesteros *et al.* 2002).

Les signalisations de *C. spinosa* var. *compressa* sont plus rares, elle n'a été signalée en abondance qu'à Port-Cros (Hereu *et al.* 2008), rarement à Porquerolles et au Levant (Ruitton *et al.* 2007b; Ruitton *et al.* 2007a), rarement aux Sanguinaires (Ganteaume *et al.* 2004) et en abondance dans la réserve naturelle de Scandola (Ballesteros *et al.* 2002).

Il est important de noter la présence de *Cystoseira funkii* [= *Cystoseira mediterranea* var. *valiantei* Sauvageau, pro parte] seulement à Port-Cros et dans la réserve naturelle de Scandola (Verlaque *et al.* 1999), elle a disparu de la côte des Albères (Thibaut *et al.* 2005a).

Il est difficile de déterminer l'état de conservation de l'horizon profond du fait de la rareté des observations, ces espèces dressées (incluant *Cystoseira foeniculacea* f. *latiramosa*) sont sensibles aux changements de turbidité et à l'arrachage par les filets de pêche. Ces causes expliquent vraisemblablement la disparition de *Cystoseira spinosa* var. *compressa* et de *C. foeniculacea* f. *latiramosa* et le déclin de *C. zosteroides* de la côte des Albères (Thibaut *et al.* 2005a).

La répartition bathymétrique des espèces du genre *Cystoseira* est bien connue, cependant en ce qui concerne la répartition géographique de ces espèces, les données restent ponctuelles.

II.11 PRESENTATION DES QUATRE ESPECES CIBLES DE CETTE THESE

Le nombre de taxons du genre *Cystoseira* étant important, nous nous sommes concentrés pour la suite de cette étude sur quatre espèces : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*.

Ces quatre espèces présentent des caractères morphologiques distincts et ne se développent pas dans les mêmes milieux. L'ensemble des données qui permettent de distinguer ces quatre espèces sont présentées dans les Tableaux II-10 et II-11.

Tableau II-10 : Présentation des lieux de vie et de la phylogénie des quatre espèces cibles

	Lieu de vie		Phylogénie	
	battu ou calme	étage bathymétrique	Guern (1962)	Draisma (2010)
<i>C. amentacea</i> var. <i>stricta</i>	battu (cap rocheux)	infralittoral supérieur	groupe mediterranea	clade 5
<i>C. barbata</i>	calme (fond de baie ou lagune)	infralittoral supérieur	groupe mediterranea	clade 6
<i>C. crinita</i>	calme à faiblement battu (fond de baie ou cuvettes littorales)	infralittoral supérieur	groupe mediterranea	clade 5
<i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i>	calme	infralittoral supérieur	groupe compressa	clade 4

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Tableau II-11 : Caractères morphologiques des quatre espèces cibles

	Taille	Axe primaire	Axes d'ordre supérieur	tophules	aérocystes	iridescence	apex	réceptacles	période de reproduction
<i>C. amentacea</i> <i>var. stricta</i>	jusqu'à 40 cm	caespiteux et court	cylindrique avec appendices épineux, longs (primaires), courts (secondaires)	absent	absents	présente	épineux, peu proéminents	à l'apex des axes, compacts	du printemps à l'automne
<i>C. barbata</i>	jusqu'à 1m	simple et grand (50 cm)	sans appendices épineux	absent	en chaîne ou isolés	absente	proéminent et lisse	en fuseau ou cylindrique et sans épine	principalement printemps et début de l'été
<i>C. crinita</i>	jusqu'à 30 cm	caespiteux, lisses avec quelques cicatrices de rameaux passés	cylindriques et sans appendices épineux	absent	absents	absente	épineux	à l'apex des axes terminaux	de l'automne au printemps
<i>C. foeniculacea</i> <i>f. tenuiramosa</i>	jusqu'à 30 cm	caespiteux, courts et couverts d'épines	<u>primaires</u> : cylindriques et couverts d'épines <u>secondaires</u> : filiformes sans épines	absent	absents	absente	épineux	à l'apex des axes terminaux, entourés par des appendices épineux	été

CHAPITRE III
REPARTITION GEOGRAPHIQUE DE QUATRE
ESPECES DU GENRE *CYSTOSEIRA* :
***C. AMENTACEA* VAR. *STRICTA*,**
***C. BARBATA*, *C. CRINITA* ET**
C. FOENICULACEA* F. *TENUIRAMOSA
EN REGIONS PACA ET CORSE

III.1 INTRODUCTION

Depuis plus d'un demi-siècle, les écosystèmes littoraux ont subi des modifications profondes avec une perte considérable de l'habitat des petits fonds. Ainsi, entre 1960 et 1995, (Airoldi & Beck 2007) ont estimé qu'un kilomètre de la côte naturelle Européenne était remplacée par des constructions chaque année. Le long de la côte méditerranéenne française, (Meinesz *et al.* 2006) ont dénombré 628 constructions sur la Côte d'Azur et 81 constructions en Corse. Ces constructions occupaient 11% du littoral PACA et Corse entre 0 et 20 m de profondeur (Meinesz *et al.* 2006). Le développement urbain s'est accentué avec le développement de l'aquaculture intensive en zone littorale avec la multiplication de cages d'élevages de loups (*Dicentrarchus labrax*), de daurades (*Sparus aurata*) ou de maigres (*Argyrosomus regius*). L'effet néfaste de ces cages contenant chacune plusieurs millions de poissons, a été montré en particulier sur les herbiers de *Posidonia oceanica* (Boudouresque *et al.* 2012). La surpêche, professionnelle et récréative, a induit un effet cascade avec la chute des populations de poissons "top prédateurs" ce qui a favorisé le développement des herbivores, notamment des saupes (*Sarpa salpa*), des oursins (*Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula*), des patelles (*Patella caerulea*) et a ainsi eu un impact massif sur les végétaux et notamment sur *Cystoseira* spp. (Sala *et al.* 1998; Thibaut *et al.* 2005b).

Nous avons choisi d'étudier l'évolution de populations de quatre espèces (*C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*) qui nous apparaissent comme les plus vulnérables aux perturbations citées plus haut. De plus nous avons également choisi ces espèces car elles sont systématiquement dans les listes d'espèces de *Cystoseira* citées par ces auteurs (Agardh 1820; Montagne 1846; Bornet 1892; Sauvageau 1912; Decrock 1914; Ollivier 1929; Berner 1931; Hamel 1931; Feldmann 1937) dès le 19^{ième} siècle. Ainsi les données historiques sur ces espèces sont nombreuses.

Ces espèces se développent dans l'horizon haut de l'infralittoral, leurs contraintes écologiques sont fortes avec un habitat particulier pour chacune d'elles ce qui a permis d'établir un état des lieux assez complet.

Pour chaque espèce nous avons ainsi pu comparer l'évolution de leurs populations (présence passée/absence actuelle) et identifier les menaces et les causes de régression.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Ce chapitre correspond donc à une analyse des données historiques et de celles récoltées par les membres de l'équipe macrophytes du laboratoire ECOMERS au cours de nombreuses missions de terrains (T. Thibaut, A. Blanfuné, L. Bottin, A. Meinesz, L. Markovic, P. Robvieux).

III.2 MATERIEL ET METHODES

III.2.1 Récolte des données historiques

Nous avons choisi d'analyser toutes les publications indexées ou non, les carnets de récoltes, les notes de terrain, les rapports d'études et de consulter les herbaria suivants :

- Sauvageau *Herbarium*, Feldmann *Herbarium*, Thuret *Herbarium*, Montagne *Herbarium*, France *Herbarium*, Général *Herbarium*, and Hamel *Exiccatas* conservés au laboratoire de Cryptogamie du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris,
- Meinesz *Herbarium* conservé au Laboratoire Ecomers de l'Université Nice-Sophia Antipolis,
- Huvé et Verlaque *Herbaria* conservé au MIO à l'Université d'Aix-Marseille
- *Herbaria* conservés au Museum d'Histoire Naturelle de Nice (MHNN *Herbarium*),
- *Herbaria* conservés au Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence (MHNA *Herbarium*),
- *Herbaria* conservés au Museum d'Histoire Naturelles de Toulon (MHNT *Herbarium*),
- *Herbaria* conservés au Musée Océanographique de Monaco (MOM *Herbarium*).

Cette analyse a permis de connaître les localisations historiques, plus ou moins précises, des quatre espèces.

III.2.2 Récolte des données actuelles

Les répartitions actuelles des quatre espèces ont été relevées sur le terrain entre 2008 et 2011.

Pour *C. amentacea*, qui se développe au niveau de l'horizon haut de l'infralittoral supérieur, les populations ont été cartographiées à bord d'une embarcation légère, naviguant à quelques mètres de la côte à faible vitesse (2-3 nœuds). Cette technique a été choisie car elle permet de couvrir l'ensemble de la zone de répartition de l'espèce et ainsi d'avoir une vision exhaustive de la répartition de l'espèce. Sur la côte méditerranéenne française, *C. amentacea* se développe de Martigues à la frontière italienne ainsi que sur

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

toute la côte rocheuse corse. De plus sur les zones étudiées, seules *C. amentacea* et *C. compressa* se développent. Or leur couleur étant très différente, aucune confusion entre les deux espèces n'est possible. Les données observées étaient directement notées sur des photos aériennes en noir et blanc à l'échelle 1/2500^{ième} (BD ORTHO® de l'IGN). *C. amentacea* a été cartographiée selon 5 classes d'abondance : ceinture continue ; ceinture discontinue ; patches abondants ; individus abondants et individus isolés.

En plus de nos espèces cibles, toutes les autres communautés de la frange littorale ont été relevées (non montré dans la thèse) avec une attention particulière pour les populations de *Corallina elongata*, de *Mytilus galloprovincialis*, et pour les populations homogènes de *C. compressa* qui remplacent *C. amentacea* dans les zones perturbées.

Pour *C. crinita*, *C. barbata*, *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, nous sommes retournés sur les localisations historiques précises et nous avons parcouru à pied et en apnée l'ensemble des zones des petits fonds favorables à ces espèces.

Toutes les données récoltées ont ensuite été rentrées sous SIG (Système d'Information Géographique) dans une base de données nommée Evaluation des Macrophytes Méditerranéennes (EMMA) (travail effectué par A. Blanfuné et L. Markovic) afin de réaliser des cartes précises des communautés rencontrées sur le littoral méditerranéen français.

Enfin, la nature du substrat (artificiel, naturel), la présence de construction ou d'aménagement du littoral (digue, épis, port etc.) proviennent principalement des données présentes sur le site MEDAM (Meinesz *et al.* 2013) et ont été complétées au cours des campagnes de terrain. Grâce à ces données, nous avons pu calculer : le nombre total de km de côte, la part de côte rocheuse et la part de côte naturelle et artificielle (constructions, port, marinas, épis etc.).

II.2.3 Comparaison des données historiques et actuelles

Les données de localisations historiques, dont nous disposons pour les différentes espèces, n'étaient pas exhaustives. En effet les moyens techniques, notamment au 19^{ème} siècle, ne permettaient pas toujours d'accéder aux endroits où les espèces se développent. De ce fait,

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

seule la comparaison entre présence passée et présence/absence actuelle était possible. L'abondance des récoltes, la diversité des espèces rencontrées, le très faible impact anthropique sur le milieu, laissent penser que les espèces du genre *Cystoseira* dominaient les roches photophiles le long du littoral méditerranéen. On rencontre encore de vastes populations de *Cystoseira* en Corse et dans d'autres parties de la Méditerranée qui correspondent aux descriptions des auteurs du 19^{ème} siècle.

III.3 RESULTATS

III.3.1 Caractérisation des milieux

III.3.1.1 Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur (PACA)

En région PACA, la côte s'étend sur 1140 km (échelle 1 :2500^{ème}) environ dont 60% de côte rocheuse. Elle est composée à 16% de plages et à 23% de divers aménagements (ports, digues...). Quatre-vingt sept pourcents de la côte est basse en opposition aux falaises. Enfin la grande majorité de la côte est naturelle (91%) (Figure III-1).

L'artificialisation de la région PACA est concentrée sur quelques zones très restreintes ; ainsi 94.1% de la « petite rade de Marseille » (zone DC06a-DCE utilisée pour CARLIT (cartographie littorale) dans le cadre de la DCE) est artificialisée. Presque 37% du substrat de la masse d'eau Cap Cépet-Cap de Carqueiranne et plus de 79% du littoral compris entre les Cap d'Antibes et de Nice sont artificialisés.

Dans la région de Marseille, 100% des côtes des îles de Marseille hors Frioul sont naturelles, 98.4% des côtes des îles d'or (Port-Cros, Bagaud, Porquerolles, Le Levant), sont elles aussi naturelles.

III.3.1.2 Région Corse

En Corse, sur les 1 515 km (échelle 1 :2500^{ème}) de linéaire côtier, 99% est naturel, 70% de la côte est rocheuse et 83% correspond à de la basse côte (Figure III-1). Les plages (14% du littoral) sont presque toutes rassemblées le long de la côte Est entre Bastia et Solenzara.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

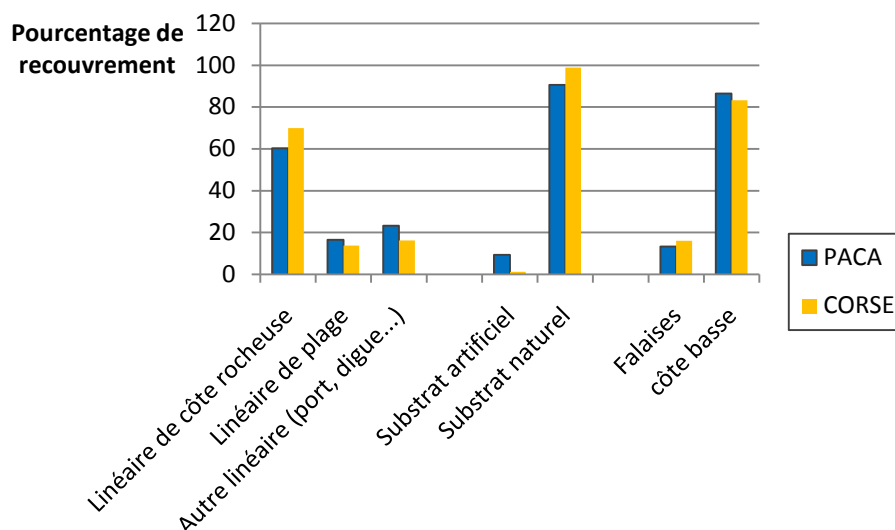


Figure III-1: Caractérisation des milieux en PACA et Corse.

III.3.2 Comparaison des données historiques et actuelles

III.3.2.1 *Cystoseira amentacea*

Cystoseira amentacea se développe au niveau de la frange littorale dans des zones rocheuses plus ou moins exposées à un fort hydrodynamisme (Ollivier 1929). C'est une espèce de grande taille, facile à observer et à récolter. Ainsi, dès le début du 19^{ième} siècle les observations de *C. amentacea* sont fréquentes et les auteurs la cite comme abondante sur les roches "d'eaux pures" (Agardh 1842; Castagne 1845; Montagne 1846; Debeaux 1873; Bornet & Flahault 1883; Marrion 1883; Bornet 1892). La première signalisation précise concerne Marseille où l'espèce a été récoltée par le consul du Danemark, Shousboe, en transit pour le Maroc entre 1818 et 1820 (Bornet 1892) : "*Sat frequens circa Massiliam per totum fere annum cum fructificatione reperitur*" (se trouve près de Marseille toute l'année avec des fructifications observées). L'espèce est citée précisément *ad Nizam ipse* (à Nice), *prope Frejus* (près de Fréjus) et plus généralement "*ad rupes in ipso limite vehementiori mari expositas, ad littora Gallo provinciae frequentissima*" (le long des côtes françaises les plus exposées) (Agardh 1842), *ad Massiliam, ad Nicaeam* (Montagne 1846)(Castagne 1845) observe l'espèce partout à Marseille. (Marrion 1883) observe l'espèce dans les années 1880 à Marseille où pour la première fois une idée de la compétition entre espèces littorales dans des zones polluées est évoquée. Ainsi *C. amentacea* caractérise les "eaux vives" et elle est remplacée par *Corallina elongata* et

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Mytilus galloprovincialis dans les zones proches des rejets. A cette époque le littoral marseillais est déjà dégradé du fait des rejets directs à la mer des maisons et des usines, des marées vertes d'*Ulva sp.* sont fréquentes sur le littoral et empêchent la navigation dans certaine petites criques.

Grâce aux nombreux naturalistes de la région, on retrouve des observations du 19^{ième} siècle dans toutes les Alpes -Maritimes. La plus ancienne date de 1840 avec un échantillon récolté à Antibes (Herbier MIO). L'espèce est récoltée à Antibes, Cannes, Nice, à l'île Sainte-Marguerite, dans la rade de Villefranche-sur-Mer et à Roquebrune-Cap-Martin (Tableau III-1 et Annexe 1).

Dans le Var la première observation de l'espèce a été effectuée par (Agardh 1842) près de Fréjus. En Corse, la plus ancienne observation a été effectuée avant 1873 au nouveau port de Bastia (Debeaux 1873).

Au cours du 20^{ième} siècle, les observations se sont multipliées aussi bien en PACA qu'en Corse, où l'espèce a toujours été décrite comme abondante. Certaines zones ont particulièrement été suivies notamment le rejet de Cortiou à Marseille qui a fait l'objet de cartographies précises et temporelles (paragraphe III-3-2-2).

**Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de
Cystoseira : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f.
*tenuiramosa***

Tableau III-1: Source des données historiques pour *C. amentacea*. Pour des raisons de place seules la plus ancienne et la plus récente (hors cette étude) sont données pour chaque département (le reste des données se trouve en Annexe 1).

Ville	Lieu	Date	Herbier/Source
Bouches-du-Rhône	Golfe de Marseille	1818-1820	Bornet 1892 - récolte de Schousboe
Bouches-du-Rhône	Cap croisette-Pointe de la Merveille	2001	Soltan 2001
Var	Presqu'île de Giens	1911	Herbier Mouret, Algue de Provence IV n°321, MHNT
Var	Port-Cros, Anse du Sud, Hyère	1985	(Augier 1985)
Alpes-Maritimes	Antibes	1840	Herbier Saint Charles, M.I.O. Marseille
Alpes-Maritimes	Beaulieu-Sur-Mer	1980	Herbier Meinesz, ECOMERS UNSA, part n°MPCYS0981
Corse	Bastia	1873	(Debeaux 1873)
Corse	Cavallo	1996	Herbier Meinesz, ECOMERS UNSA, part MPCYS0987

MHNM : Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille ; MHNT : Muséum d'Histoire Naturelle de Toulon ; M.I.O. : Institut Méditerranéen d'Océanographie ; UNSA : Université de Nice Sophia-Antipolis.

Pour la première fois une cartographie exhaustive à une échelle 1/2500^{ième} a été dressée sur l'ensemble du littoral méditerranéen français pour une espèce. Historiquement, la première carte précise de l'espèce incluant les différentes densités des ceintures, est celle réalisée par Ollivier (1929) entre Cap Martin et Beaulieu. Des années soixante à quatre-vingt de nombreuses cartes ont été faites plus ou moins précisément à Marseille (Bellan-Santini 1968; Bellan & Bellan-Santini 1972; Bitar 1982), dans le Golfe de Fos (carte de 1974-1975 (Desrosiers *et al.* 1990), au port de Bandol et à celui du Niel (Bensimon *et al.* 1966), au port de la Coudourière (Canamella 1968), à Saint-Jean-Cap-Ferrat (Guglielmi

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

1969), à Port-Cros (Augier & Boudouresque 1969, 1976; Belsher *et al.* 1976; Augier 1985).

A partir des années quatre-vingt-dix le linéaire et l'abondance de *Cystoseira amentacea* var. *stricta* ont été de nombreuses fois cartographiés avec des méthodes différentes lors d'inventaire faunistiques et floristiques:

- dans les Alpes-Maritimes, *C. amentacea* est très abondante dans tout le département et aucune zone notable de régression n'a été constatée. L'espèce a été cartographiée à Vallauris-Golfe-Juan (Meinesz *et al.* 1994), à Antibes (Francour *et al.* 2003), à Nice (Meinesz *et al.* 2000a) au Cap Ferrat (Jaffrenou *et al.* 1996; Leblond 2010), et du Cap d'Antibes à Théoule-sur-Mer (Holon & Descamp 2007, 2008). Les populations sont stables sur les rivages de l'est du département depuis les observations anciennes (Ollivier 1929; Guglielmi 1969).

- dans le Var, *C. amentacea* est également bien développée dans tout le département. Elle a été cartographiée récemment autour des îles d'Or (Meinesz *et al.* 2000b; Meinesz *et al.* 2000c; Meinesz *et al.* 2001b; Meinesz *et al.* 2001c; Cottalorda *et al.* 2004; Meinesz *et al.* 2004; Gratiot *et al.* 2006, 2007; Ruitton 2007b). L'espèce est abondante dans l'Estérel (Bonhomme *et al.* 2004a). Dans la région toulonnaise, une régression a été constatée dans la zone affectée par les eaux rejetées par l'émissaire du Cap Sicié (Bernard *et al.* 2001; Andromède Océanologie 2009).

- dans les Bouches-du-Rhône, l'espèce a été cartographiée entre Marseille et Cassis, autour des îles du Frioul et de Riou et autour de l'île Verte (Bonhomme *et al.* 2001; Bernard *et al.* 2003; Bonhomme *et al.* 2004a; Cadiou *et al.* 2006; CREOCEAN 2006). La zone affectée par les eaux urbaines rejetées par l'émissaire de Cortiou est la plus dégradée tant au niveau des falaises littorales que sur les îles de l'archipel de Riou (Soltan 2001).

- En Corse, *C. amentacea* est très abondante dans la réserve naturelle de Scandola (Meinesz *et al.* 1999, 2010). Dans la réserve naturelle des Bouches de Bonifacio, l'espèce est abondante (Blachier *et al.* 1998; Mari *et al.* 1998; Vaugelas *et al.* 1998; Meinesz *et al.* 2001c; Meinesz *et al.* 2004) ainsi qu'aux îles Sanguinaires (Ganteaume *et al.* 2004).

Notre travail cartographique basé sur une méthode homogène et exhaustive permet d'avoir une vision claire de la distribution de l'espèce sur le littoral français. Les figure III-2 et III-3 présentent les comparaisons des données historiques en régions PACA et Corse.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

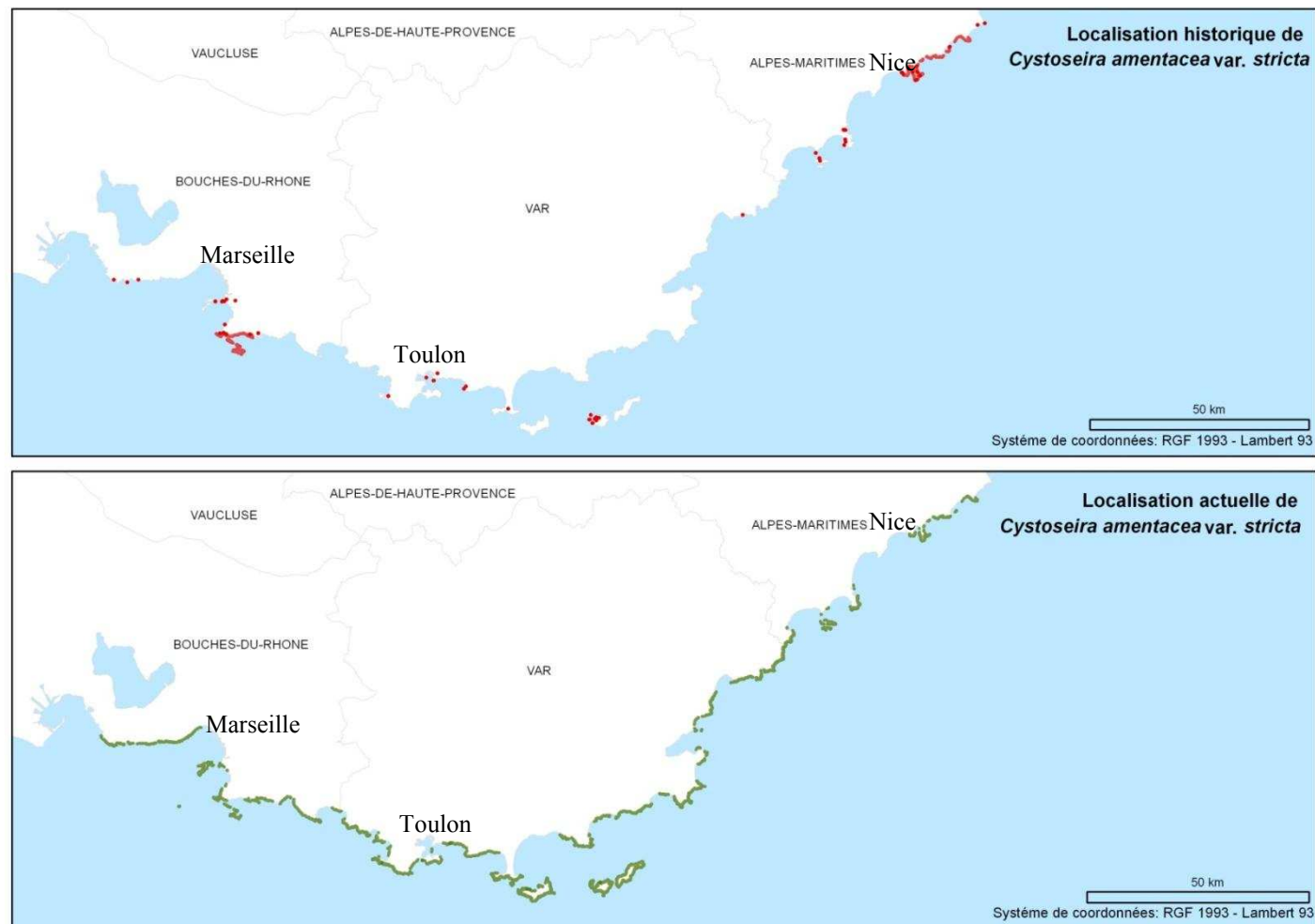


Figure III-2 : Carte des localisations historiques (en haut) et actuelles (en bas) de *C. amentacea* en région PACA.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

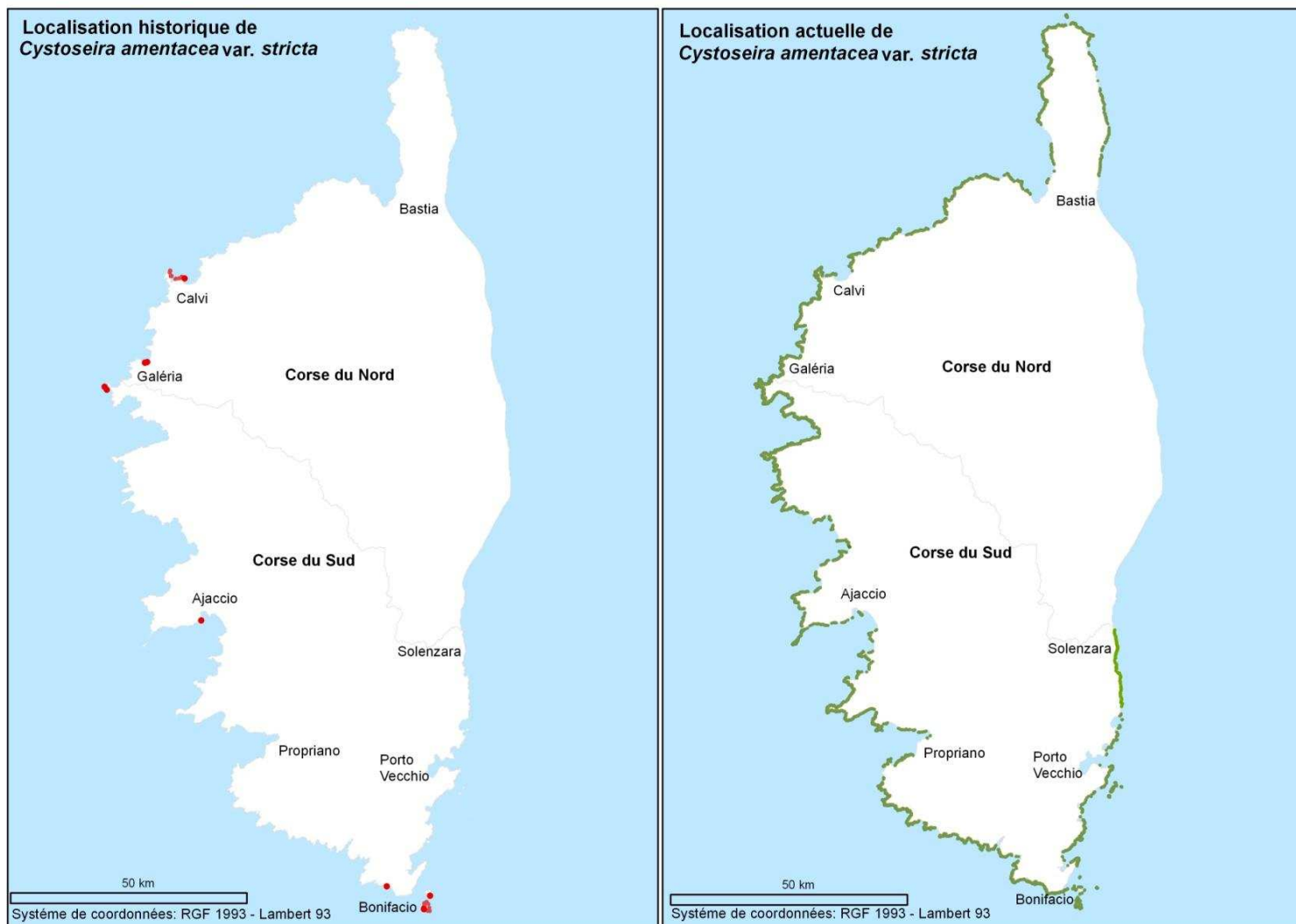


Figure III-3 : Carte des localisations historiques à gauche et actuelles à droite de *C. amentacea* en Corse.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

Ainsi, l'espèce est très abondante sur toute la façade méditerranéenne française, jusqu'à l'ouest, à partir de la pointe de l'anse de Bonnieu (Golfe de Fos), qui est la limite nord-ouest de distribution de l'espèce en Méditerranée. Cette limite est stable depuis les années 1970 (Desrosiers *et al.* 1990) malgré les perturbations induites par les raffineries, les usines et le trafic maritime du Golfe de Fos. Sur la côte bleue, l'espèce se distribue en populations fragmentées en compétition avec *M. galloprovincialis* et *C. elongata* qui tendent à la remplacer. Il n'y a aucune donnée historique permettant d'analyser son évolution avant les années 1970. Le Golfe de Marseille a été considérablement modifié depuis le 18^{ième} siècle avec notamment la construction du port de Marseille qui a détruit l'ensemble de petits fonds, de l'Estaque au vieux port. Le littoral était rocheux entrecoupé de petites anses, il était propice au développement de *C. amentacea*. On peut estimer que plus de 9 km de côtes favorables à l'installation de *C. amentacea* ont été détruits. La pollution du Golfe de Marseille est constante au moins depuis le 19^{ième} siècle et le développement d'espèces opportunistes comme *C. elongata* et *M. galloprovincialis* a bien été documenté par (Bellan-Santini 1964, 1965, 1966, 1968), (Bellan & Bellan-Santini 1972). Elle observe des régressions de populations anciennes de *C. amentacea* qui ont été remplacées par *C. elongata* ou des moules avec une diminution importante de la biomasse et de la diversité spécifique des peuplements de *C. amentacea* dans les zones polluées (Figure III-4).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

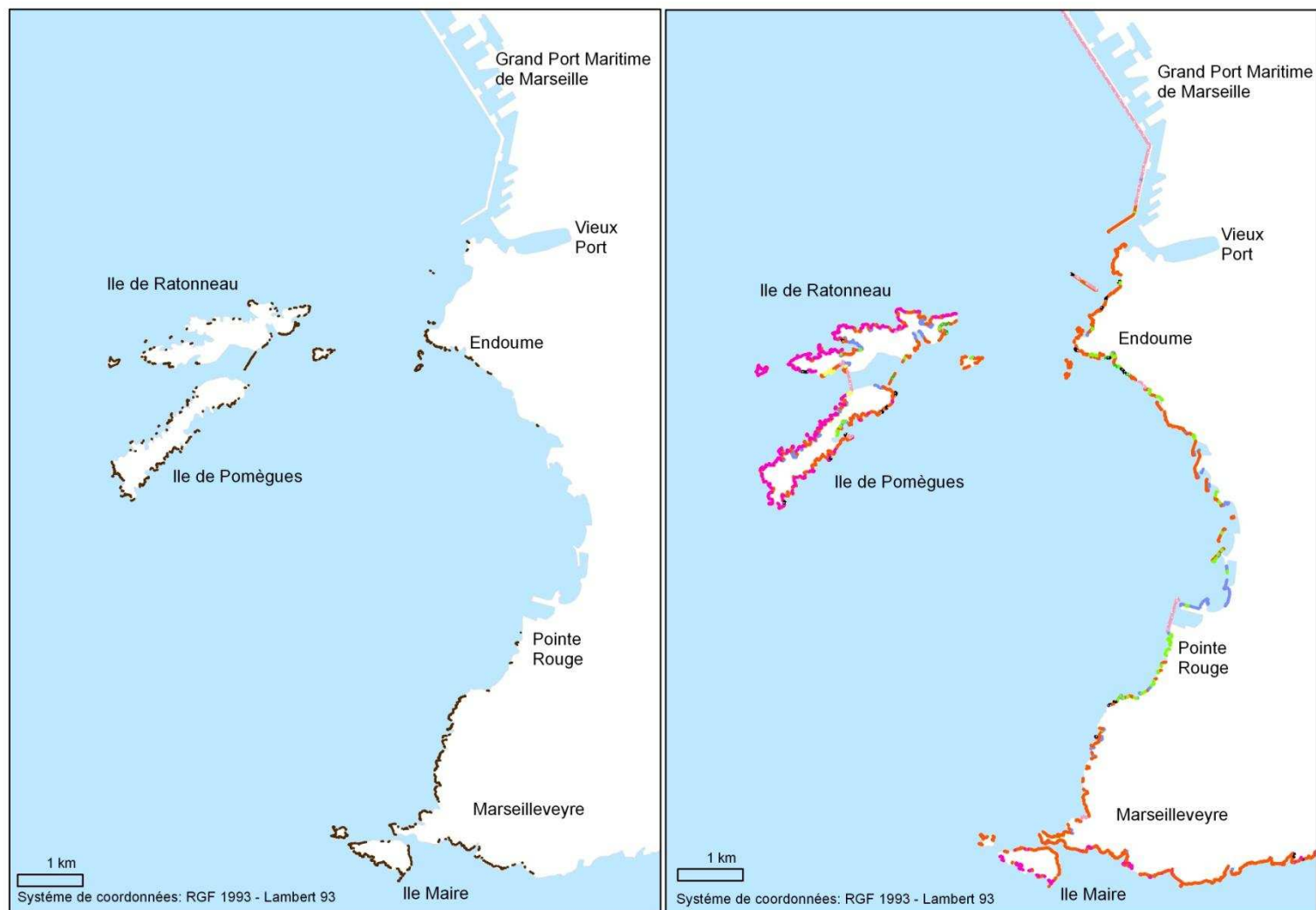


Figure III-4 : Répartition actuelle de *C. amentacea* (à gauche) et des différentes espèces qui l'ont remplacée (à droite). En orange : *Corallina elongata*, en noir : *Mytilus galloprovincialis*, en bleu : cyanobactérie, en vert : ulvales. En fushia : encorbellements de *Lithophyllum byssoides*.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

Après les calanques de Marseille et de Cassis, les localisations historiques sont rares. Actuellement *C. amentacea* est très abondante jusqu'à Toulon. De part et d'autre de la sortie de l'émissaire de Sicié (égout de Toulon), les populations de *C. amentacea* sont fragmentées et remplacées par *C. elongata* qui remonte très haut jusque dans l'étage médiolittoral. Cette espèce se développe sous les ceintures de *C. amentacea* en l'absence de pollution. Cette remontée a été démontrée expérimentalement (Bulleri *et al.* 2002). L'espèce historiquement présente dans la rade de Toulon en est aujourd'hui totalement absente (Figure III-5).

Dans tout le reste du Var, les populations de *C. amentacea* sont très bien développées. Aucune régression n'a été observée depuis les premières observations à Port-Cros (Augier & Boudouresque 1969, 1976; Belsher *et al.* 1976; Augier 1985).

La situation est identique dans les Alpes-Maritimes où l'espèce est très abondante. Elle a cependant régressé à l'entrée du port de Nice, dans la Rade de Villefranche, où elle a été remplacée par *C. elongata* ou *C. compressa* qui est une espèce tolérante et opportuniste (Figure III-6). Par contre à Monaco il ne reste que quelques patchs sous les seules roches naturelles qui subsistent, c'est à dire sous le Musée océanographique, le reste du littoral ayant été entièrement bétonné.

En Corse, *C. amentacea* est très abondante sur toute la côte rocheuse de l'île. En effet, elle se développe sur 748 km (71% des côtes rocheuses). Les populations sont plus développées sur la côte ouest de l'île que sur la côte est. En effet, cette côte est majoritairement sableuse, ce qui limite le bon développement de l'espèce. Sur ces côtes l'espèce se développe de Bastia au Cap Corse au nord et du sud de l'île à Solenzara. Nous n'avons pas observé de régression importante si ce n'est près des cages d'aquacultures ou à proximité d'Ajaccio où *C. amentacea* est remplacée par *C. elongata* ou *C. compressa*. Dans le sud, les roches granitiques bombées ne semblent pas favorables à l'installation de ceintures denses.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

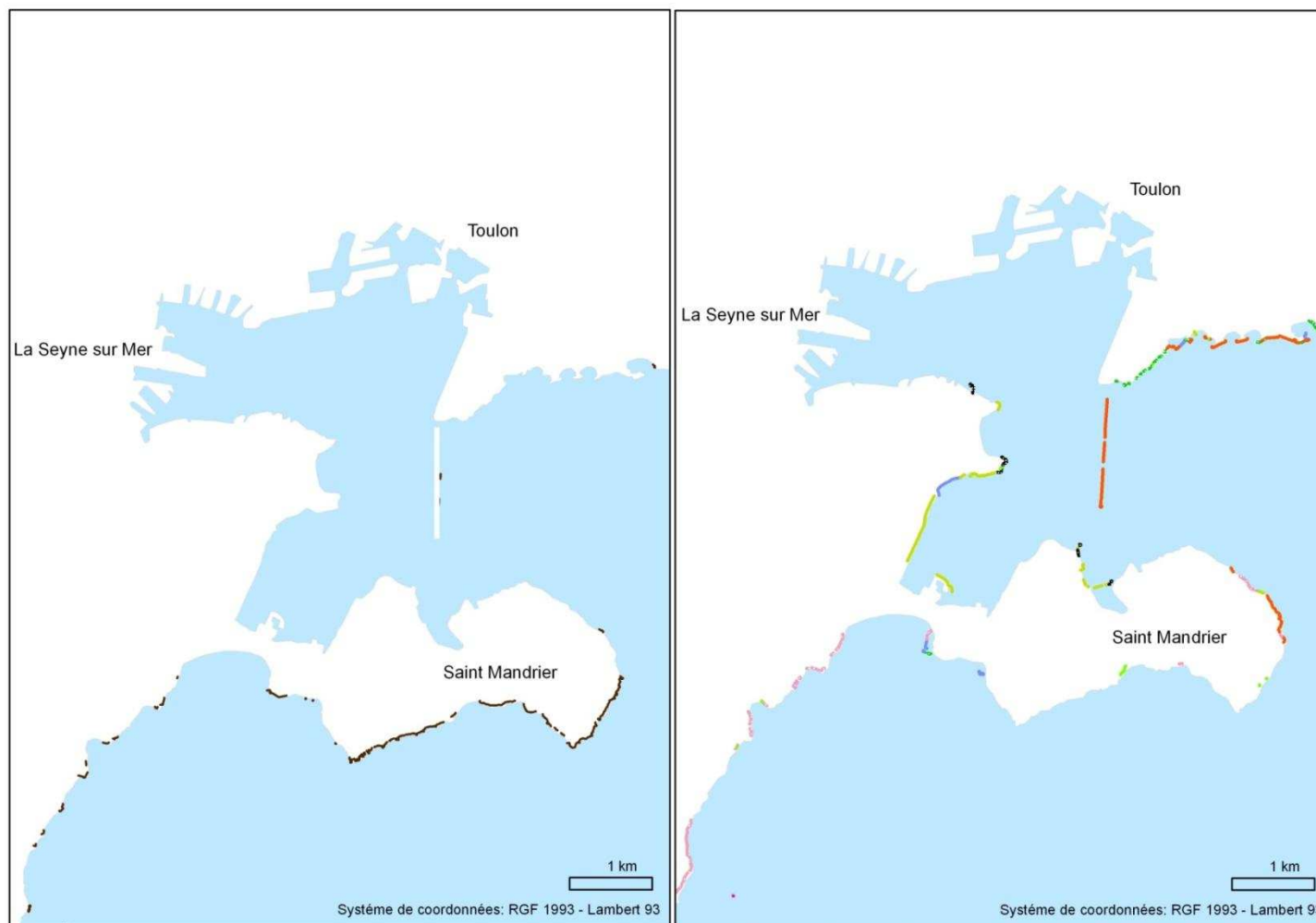


Figure III-5 : Répartition actuelle de *C. amentacea* (à gauche) et des différentes espèces qui l'ont remplacée (à droite). En orange : *Corallina elongata*, en noir : *Mytilus galloprovincialis*, en bleu : cyanobactérie, en vert : ulvales. En fushia : encorbellement à *Lithophyllum byssoides*.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*



Figure III-6 : Répartition actuelle de *C. amentacea* (à gauche) et des différentes espèces qui l'ont remplacée (à droite). En orange : *Corallina elongata*, en noir : *Mytilus galloprovincialis*, en bleu : cyanobactérie, en vert : ulvales. En fushia : encorbellement à *Lithophyllum byssoides*.

III.3.2.1.1 Evolution du recouvrement de *C. amentacea* aux abords de l'émissaire de Cortiou

L'agglomération de Marseille compte plus de 1.5 millions d'habitants. Depuis 1896 le réseau d'assainissement se déverse dans les eaux méditerranéennes au cœur de la calanque de Cortiou. Depuis 1959, l'Huveaune est détournée dans le réseau d'assainissement, d'abord uniquement en été puis tout au long de l'année à partir de 1980 (Arfi *et al.* 2000). Aucun traitement des eaux de cette rivière n'est fait en amont de son rejet en mer jusqu'en 1970 (Arfi *et al.* 2000). Avant d'être détournée, l'Huveaune se rejetait à proximité du parc Borely au niveau des plages sud de la ville de Marseille.

Des études des peuplements algaux de cette zone ont lieu depuis les années 60 (Figure III-2) (voir la synthèse de (Arfi *et al.* 2000; Soltan *et al.* 2001).

En 1968, malgré les déversements sans prétraitement de l'émissaire, *C. amentacea* semble relativement abondante. Le recensement effectué à la fin des années 60, montre une nette régression de *C. amentacea* sur la côte continentale du massif de Marseilleveyre et de la partie faisant face au continent des diverses îles (Figure III-7). *C. amentacea* reste abondante sur les faces des îles donnant sur le large (Bellan-Santini 1968).

En 2000, la cartographie de la zone faite par Soltan (2001) montre que l'espèce est encore en régression puisque les ceintures denses de *C. amentacea* de 1968 ne sont plus que des patchs denses (Figure III-8). Malgré la mise en place de la station d'épuration en 1987, il semble que la pollution liée aux rejets de Cortiou n'a pas totalement disparu. Soltan *et al.* (2001) avancent l'hypothèse que la station d'épuration permet d'enlever les polluants solides et organiques mais que les autres polluants tels que les métaux lourds sont toujours présents dans les eaux de rejets. De plus l'apport des eaux de l'Huveaune ajouté aux eaux de rejets modifie la salinité des eaux qui sont déversées dans le milieu, impliquant une modification des communautés présentes aux abords de l'émissaire (Bellan-Santini 1963, 1968; Bitar 1980; Soltan *et al.* 2001).

Enfin la cartographie de 2007 montre que la diminution de densité de *C. amentacea* continue (Figure III-9). Malgré la diminution de la pollution, *C. amentacea* ne semble pas capable de recoloniser son milieu.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

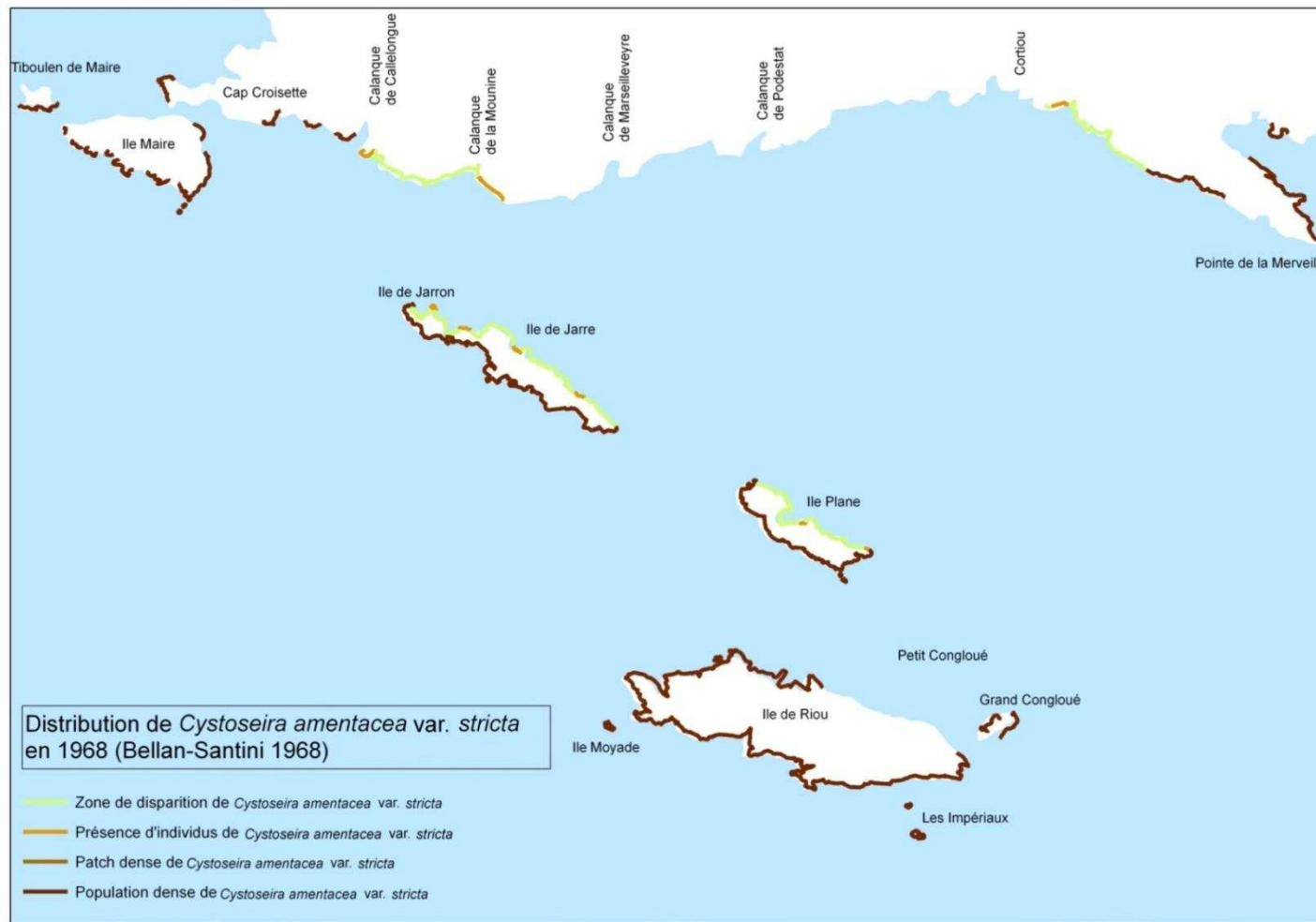


Figure III-7 : Densité de *C. amentacea* en 1968 aux abords de l'émissaire de Cortiou (d'après Bellan-Santini 1968).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

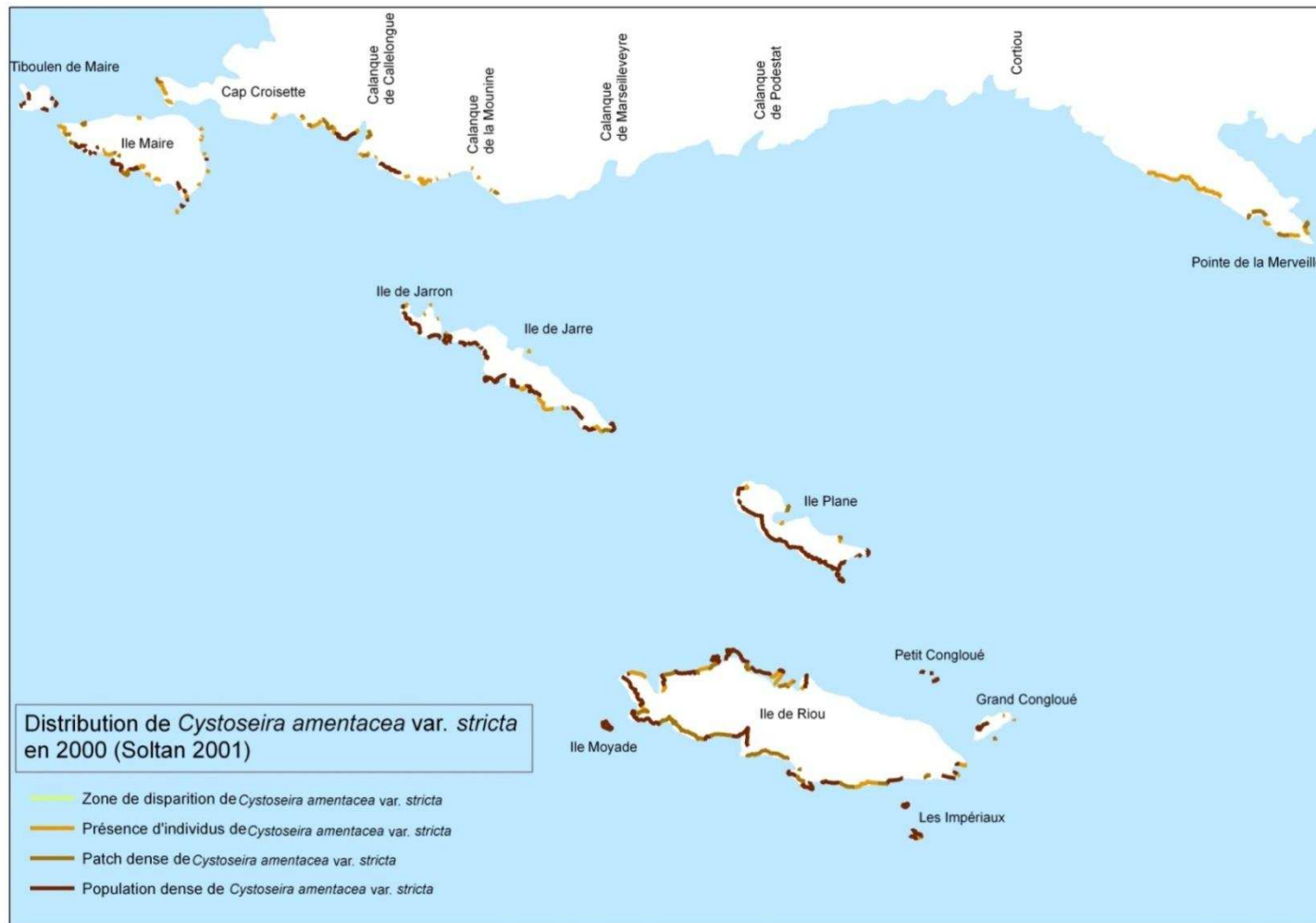


Figure III-8: Densité de *C. amentacea* en 2001 aux abords de l'émissaire de Cortiou (d'après Soltan 2001).

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

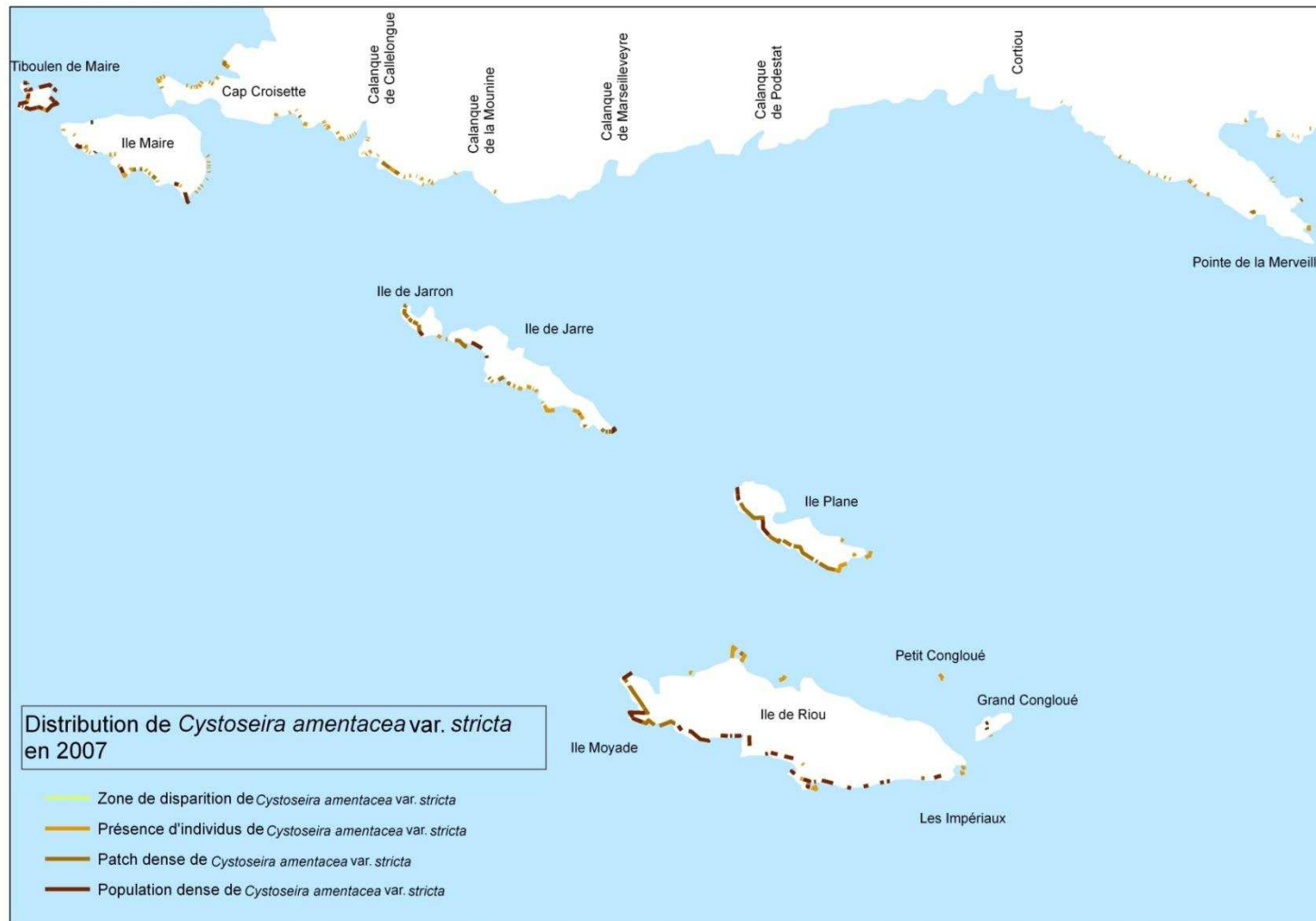


Figure III-9 : Densité de *C. amentacea* en 2007 aux abords de l'émissaire de Cortiou.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

III.3.2.2 Espèces des fonds calmes

III.3.2.2.1 Cystoseira barbata

Cette espèce se développe en mer ouverte dans les petits fonds très calmes peu profonds (maximum 1 m), et les fonds de baies. Il n'est pas rare de la trouver en épiphyte sur *Cymodocea nodosa*. Elle supporte une certaine dessalure et envasement c'est pour cette raison qu'on la retrouve en Mer Noire notamment (Ribera *et al.* 1992) et dans les lagunes littorales du Languedoc-Roussillon et de Corse.

Historiquement l'espèce a été décrite comme fréquente le long du littoral, les données historiques sont nombreuses et précises (Tableau III-2 et Annexe 1).

Tableau III-2 : Source des données historiques (plus ancienne et plus récente pour chaque département) pour *C. barbata*. Le reste des données historiques est présenté en Annexe 1.

Ville	Lieu	Date	Herbier/Source
Bouche-du-Rhône	Etang de Saint Chamas	1840	Herbier Saint Charles, M.I.O. Marseille
Bouche-du-Rhône	Pointe de Carro	1964	Herbier Huvé, M.I.O. Marseille, part H1175, H1176, H1177
Var	La Seyne-sur-mer	1911	Herbier Mouret, Algue de Provence II n°144, MHNM, Toulon
Var	Baie du Lazaret, phare Saint Elme	1979	Herbier Verlaque, M.I.O. Marseille, part H5091, H5088, H5089, H5090
Alpes-Maritimes	Côtes de Nice	1825	Herbier Sauvageau, MHNM Paris, SA4177
Alpes-Maritimes	Le Crouton	1983	Herbier Meinesz, UNSA, part n°MPCYS1001
Corse	Ajaccio	1897	Herbier Borgessen F., Monaco, part 1922-68/010321
Corse	Ourbino	1998	Herbier Verlaque, M.I.O. Marseille, part H5101

M.I.O. : Institut Méditerranéen d'Océanographie ; MHNM : Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille ; UNSA : Université de Nice Sophia-Antipolis.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

Bien que nous ayons découvert de nouvelles populations, notamment dans le Var, qui n'avait pas été explorées auparavant, la régression de *C. barbata* est nettement visible dans toute la région PACA. Les zones où l'espèce a le plus décliné sont les zones urbaines de Marseille, Toulon, Cannes, Antibes et Nice. Il est important de noter la disparition totale de l'espèce de l'étang de Berre à l'ouest de Marseille. Celle-ci peut être due à toutes les modifications qu'a subies l'étang au cours du dernier centenaire. L'étang de Berre s'est formé lors des dernières glaciations. Etang d'eau saumâtre, sa salinité a diminué rapidement suite au déversement des eaux de la Durance à partir de 1966. Au début du 20^{ème} siècle, plusieurs raffineries s'installent dont Shell en 1928. Dès 1957, une loi est votée interdisant la pêche dans l'étang. Il semblerait que la diminution de la salinité et l'augmentation de la pollution aux métaux lourds aient eu raison de l'espèce. L'espèce a disparu des Bouches-du-Rhône.

Dans le Var, l'espèce est fréquente à Port-Cros et entre Saint-Tropez et Ramatuelle. La diminution de *C. barbata* dans la baie de Toulon correspond avec le développement de l'aquaculture de poissons, qui a profondément modifié le fond de cette baie. Dans les Alpes-Maritimes, les populations ont été détruites par les constructions (ports, digues, épis et autres aménagements du littoral) mais également au surpâturage par les oursins. Nous avons retrouvé l'espèce seulement au Crouton à Antibes et aux îles de Lérins.

La situation de cette espèce est très critique en mer ouverte. Elle ne subsiste plus que dans des cuvettes littorales ou dans quelques petits fonds sans oursin. L'arrivée d'oursins est imprévisible (Hereu 2004) et un recrutement de cette espèce peut facilement anéantir une population de *C. barbata* comme cela a été démontré sur la côte des Albères (Thibaut *et al.* 2005a).

En Corse, les observations historiques et actuelles sont rares. L'artificialisation du littoral est quasi absente, l'espèce n'a pas été retrouvée dans le golfe d'Ajaccio. A Galeria, aucune *C. barbata* n'a été retrouvée, ni dans les cuvettes contrairement à l'observation de Verlaque et Meinesz en 1976 (respectivement Herbier Verlaque, M.I.O. Marseille, part. H5087 et Herbier Meinesz, ECOMERS Université Nice Sophia Antipolis, part. MPCYS0997) ni aux abords de la plage (Herbier Verlaque, M.I.O. Marseille, part H5086 et (Verlaque 1990). Seules les *C. barbata* de l'île de Cavallo, Lavezzi, Corse semblent avoir résisté entre 1996 (Herbier Meinesz, ECOMERS Université Nice Sophia Antipolis) et 2007 (Thibaut *et al.* 2008).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

L'espèce est encore abondante dans les étangs de Leucate (observation personnelle) et de Thau (T. Thibaut observation personnelle). Elle n'a pas été retrouvée à Ingrassia et Ayrolles (T. Thibaut observation personnelle) où elle avait été signalée (Lauret *et al.* 2011). La situation est inconnue dans les étangs corses.

Il est possible que la situation actuelle de *C. barbata* ait été sous-évaluée en Corse et dans quelques parties du Var notamment dans les zones non cartographiées pour Natura 2000. La problématique *Cystoseira* est bien connue et nous avons tissé un assez dense réseau d'informateurs scientifiques qui nous envoient régulièrement des signalisations. Ainsi, il est peu probable que des populations de *C. barbata* nous aient échappé dans les Bouches-Rhône et les Alpes-Maritimes.

Les Figures III-10 et III-11 montrent les localisations historiques de *C. barbata* et sa répartition actuelle.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

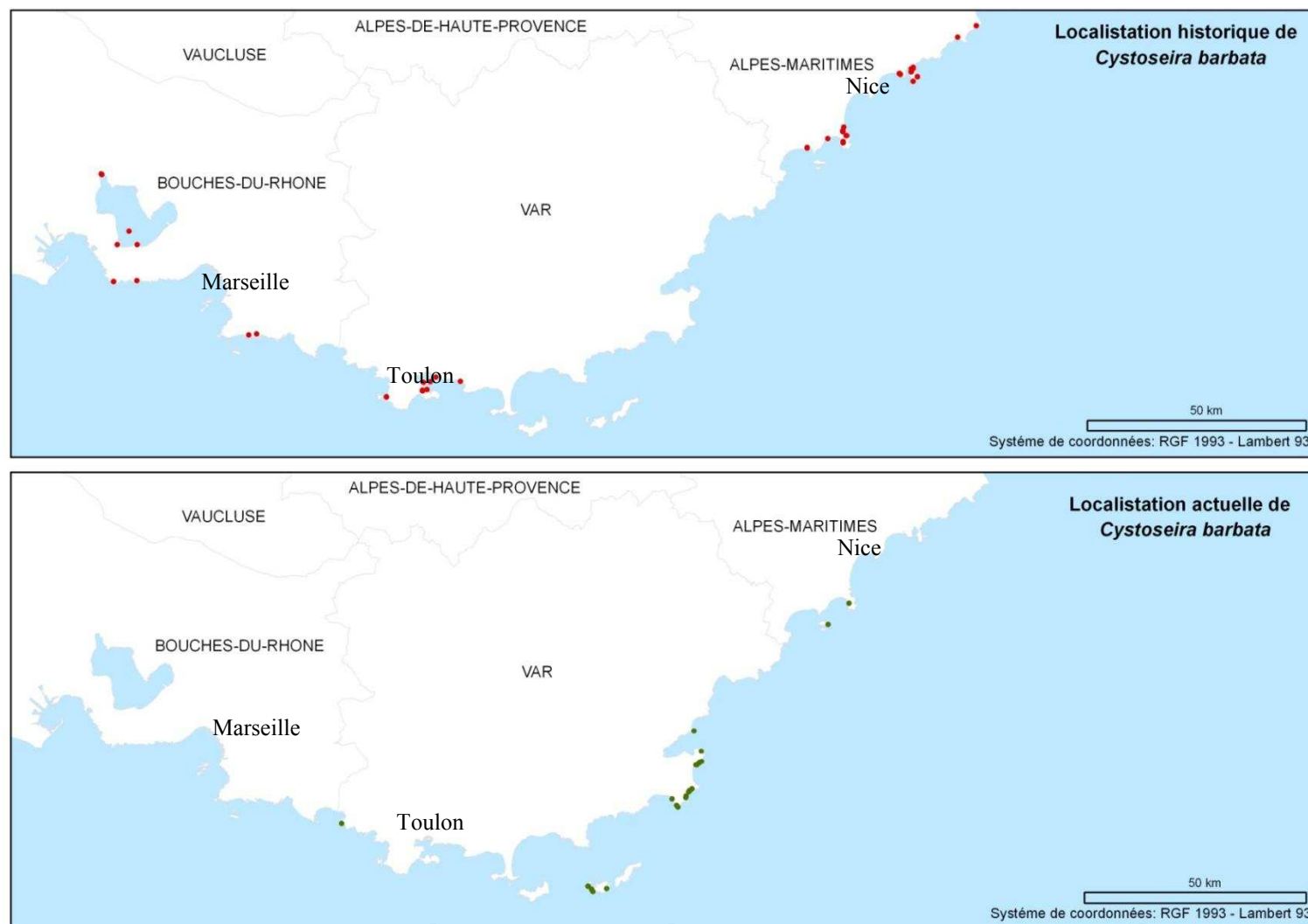


Figure III-10 : Carte des locations historiques (en haut) et actuelles (en bas) de *C. barbata* en région PACA.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

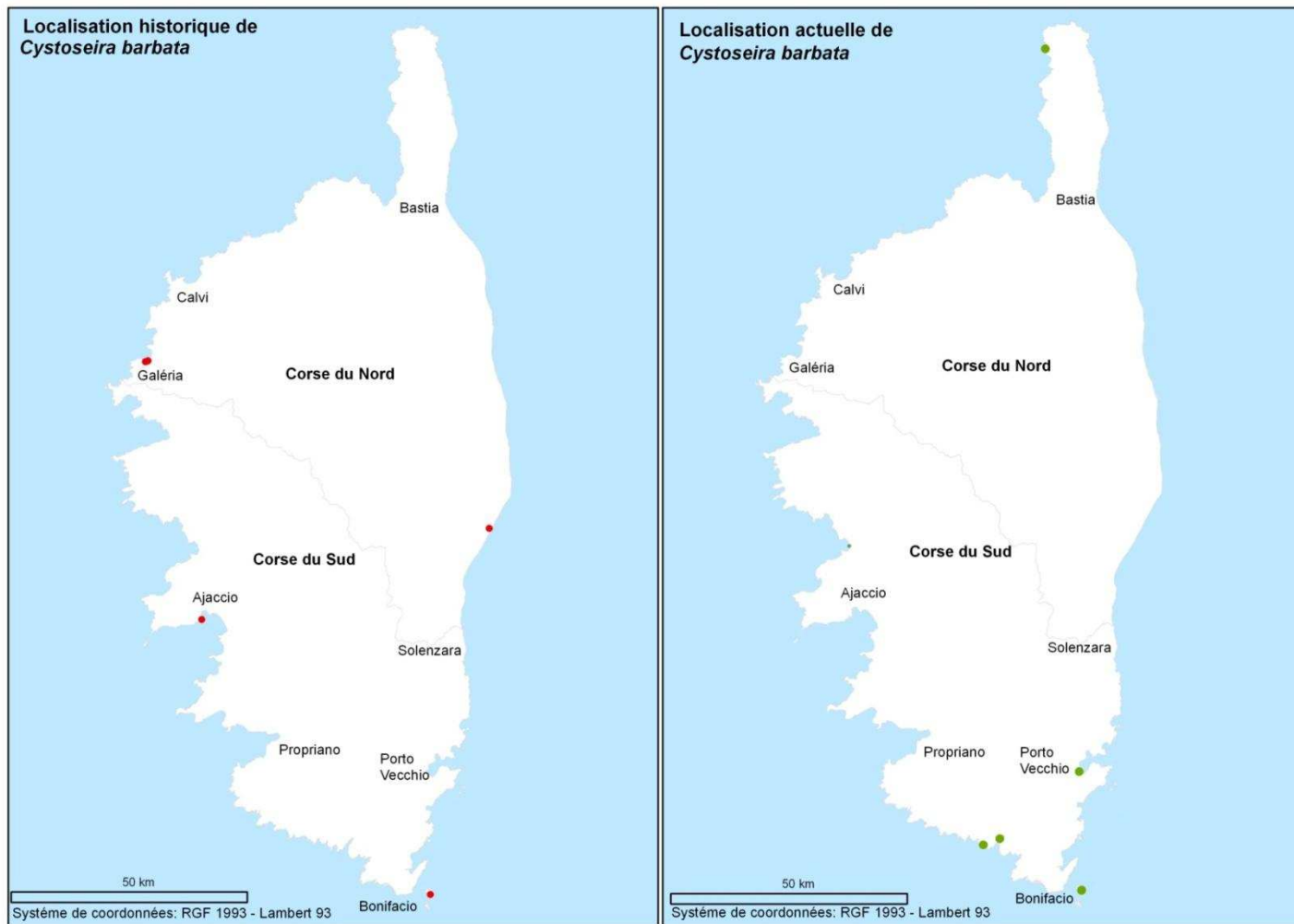


Figure III-11 : Carte des locations historiques à gauche et actuelles à droite de *C. barbata* en Corse.

**Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de
Cystoseira : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f.
*tenuiramosa***

III.3.2.2.2 Cystoseira crinita

Cystoseira crinita forme le *Cystoseiretum crinitae* (Molinier 1958) qui se développe dans les zones abritées ensoleillées, et peu profondes. A l'exception des travaux effectués à Port-Cros (Augier & Boudouresque 1967, 1970a; b, 1976; Augier 1985) où elle est encore abondante cette espèce a été peu cartographiée le long du littoral français. Nous ne possédons que des localisations historiques ponctuelles.

Les premières signalisations sont très anciennes. Agardh (1820) cite l'espèce à Sète, Toulon, Nice et en Corse. Bornet (1892) cite les collectes de Schousboe à Marseille entre 1818 et 1820, Duby (1830) cite l'espèce en Corse et à Nice et enfin, Montagne (1846) à Nice.

Cystoseira crinita a été récoltée dans les Alpes-Maritimes, mais aujourd'hui, toutes les populations ont disparu à l'exception de celles des cuvettes de la pointe de l'Ilette au Cap d'Antibes et d'une population à Cannes.

Dans le Var, l'espèce a été retrouvée à Port-Cros (Augier & Boudouresque 1967; Augier 1985). Nous avons découvert de nouvelles populations en particulier des peuplements abondants entre Saint-Tropez et Ramatuelle.

Dans les Bouches-Rhône, l'espèce a quasiment disparu, une population aurait été observée à Sausset (E. Charbonnel, communication personnelle).

En Corse, l'espèce est commune dans les petits fonds notamment du Sud de l'île. Les populations corses ont pu être sous-évaluées.

Pour cette espèce les causes de régression sont la destruction de l'habitat notamment dans les Alpes-Maritimes, le surpâturage et la pollution notamment à Marseille.

La situation de cette espèce est également préoccupante sur le continent car les populations sont isolées et on ne connaît pas la capacité de dispersion de l'espèce mais elle est supposée faible comme la plupart des *Cystoseira* dépourvues de flotteur.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Tableau III-3 : Sources des données historiques de *C. crinita*.

Ville	Lieu	Date	Référence
Bouches-du-Rhône	Marseille	1846	Herbier Saint Charles, M.I.O Marseille
Bouches-du-Rhône	Sausset-les-Pins	1980	Herbier Verlaque, M.I.O, part n°H5191
Var	Cap Brun, Toulon	1911	Mouret 1911
Var	Pointe Pipady et Grande rade les petits frères	1978-1979	(Verlaque & Tine 1979)
Alpes-Maritimes	Nice	1826	Herbier Thuret, MNHM Paris, TA7381
Alpes-Maritimes	Pointe Rompatalon, Saint-Jean-Cap-Ferrat	1968	Herbier Meinesz, UNSA
Corse	Ajaccio, Bonifacio, Calvi	1931	Hamel 1931-1939
Corse	Cavallo	1996	Herbier Meinesz, ECOMERS Université Nice Sophia Antipolis

Les données historiques et la répartition actuelles en régions PACA et Corse sont présentées dans les Figures III-12 et III-13.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

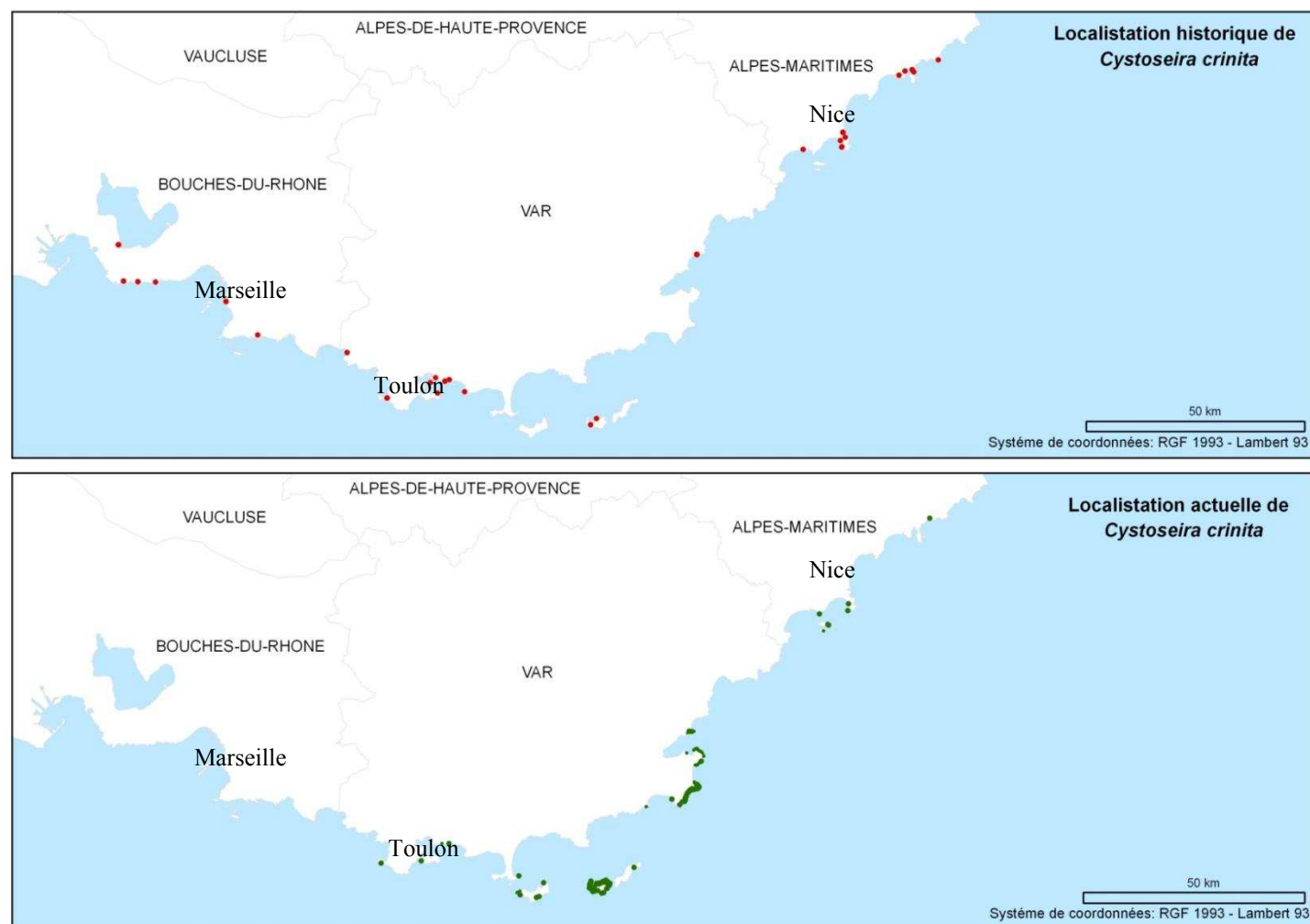


Figure III-12 : Carte des localisations historiques en haut et actuelles en bas de *C. crinita* en région PACA.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

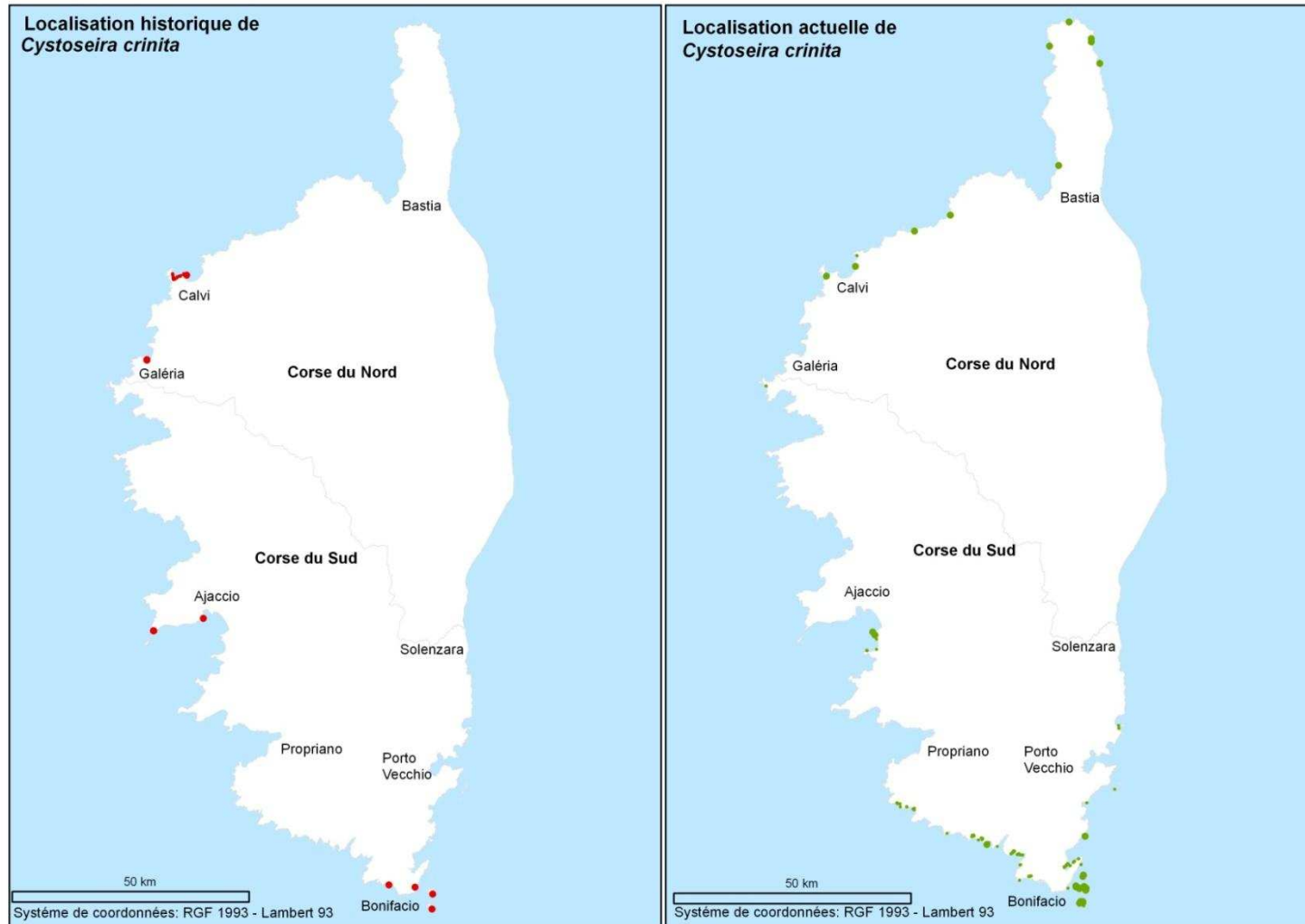


Figure III-13: Carte des locations historiques à gauche et actuelles à droite de *C. crinita* en Corse.

**Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de
Cystoseira : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f.
*tenuiramosa***

III.3.2.2.3 *Cystoseira foeniculacea* f. *tenuiramosa*

Cystoseira foeniculacea f. *tenuiramosa* se développe dans les petits fonds jusqu'à plusieurs mètres de profondeur. La forme *tenuiramosa* a souvent été observée et récoltée depuis le 19^{ième} siècle à Marseille, Nice, Villefranche, Antibes. Castagne (1845) observe l'espèce à Endoume et Morgiou ; Marrion (1883) cite l'espèce en touffe dense au Cap Croisette à Marseille. Les localisations historiques sont peu nombreuses (Tableau III-4). Dans les Alpes -Maritimes, l'espèce n'est présente que dans les cuvettes de la pointe de l'Ilette au Cap d'Antibes dans une seule population de quelques mètres carrés et à l'île Saint-Honorat dans une petite population sous le monastère. Dans le Var elle est fréquente à Port-Cros et à Ramatuelle. Elle a disparu des Bouches-du Rhône. En Corse elle est très rare.

La situation pourrait être dramatique mais comme pour les espèces précédentes, de nouvelles localisations ont été recensées (Figure III-14 et Figure III-15).

Tableau III-4 : Sources des données historiques de *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*.

Ville	Lieu	Date	Référence
Bouches-du-Rhône	Calanque de Morgiou	1940	Herbier Saint Charles, MIO
Bouches-du-Rhône	Calanque de Port-Miou	1959	
Var	Le Pradet	1911	Herbier Mouret, Algue de Provence II, part n°145, MHNT
Var	Pointe Pipady; Pointe du Canier; Baie du Lazaret	1979	Herbier Verlaque, M.I.O. Marseille, part H5224, H5223, H5222, H5222
Alpes-Maritimes	Nice	1825	Herbier Thuret, MNHM Paris, part TA7401
Alpes-Maritimes	Golfe-Juan	1980	Herbier Meinesz, UNSA
Corse	Ajaccio	1931-1939	Hamel 1931-1939
Corse	Gargallo	1998	Herbier Verlaque, M.I.O Marseille, part H5247

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

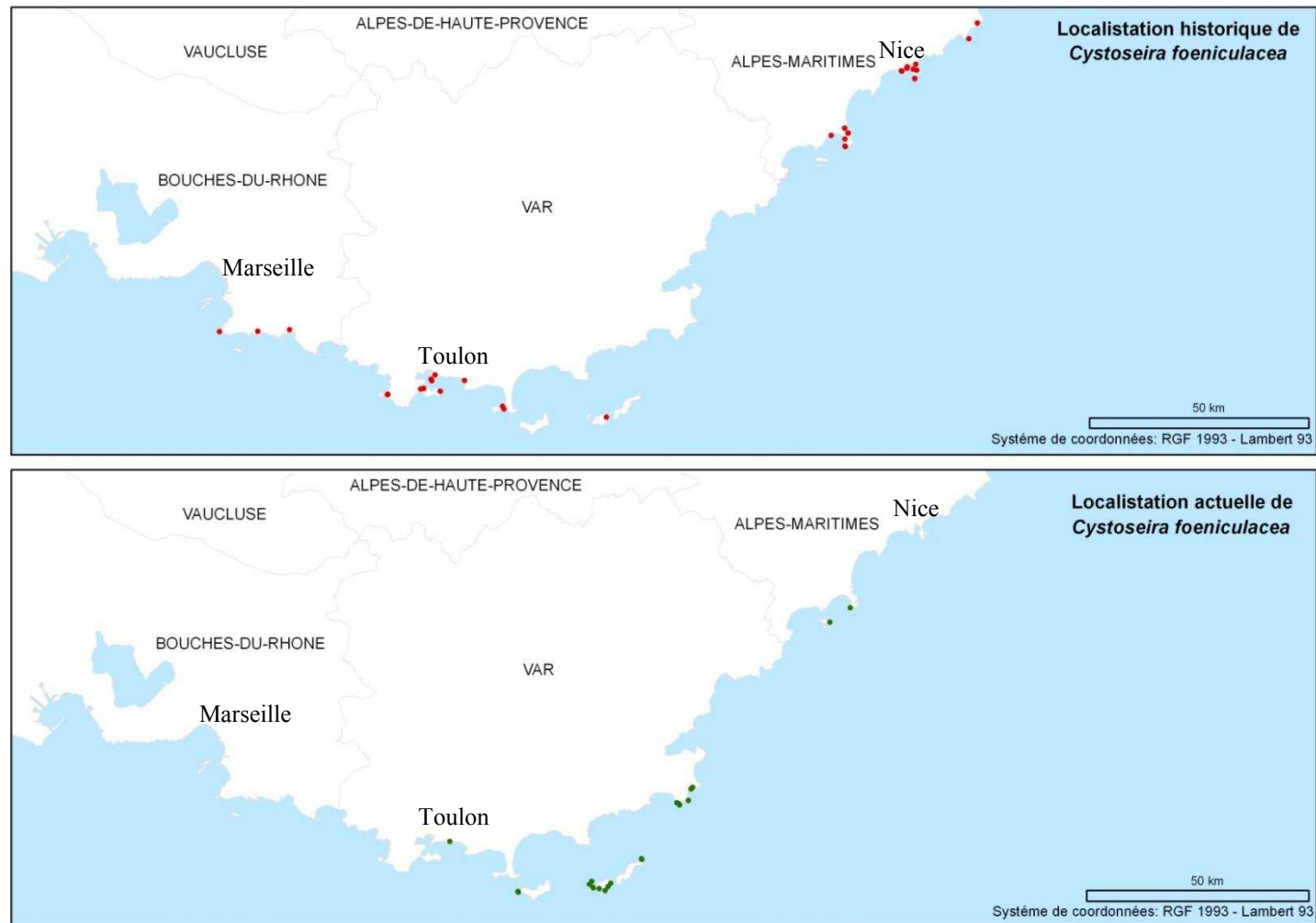


Figure III-14 : Carte des locations historiques (1925-1979) en haut et actuelles en bas de *C. foeniculacea* en région PACA.

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

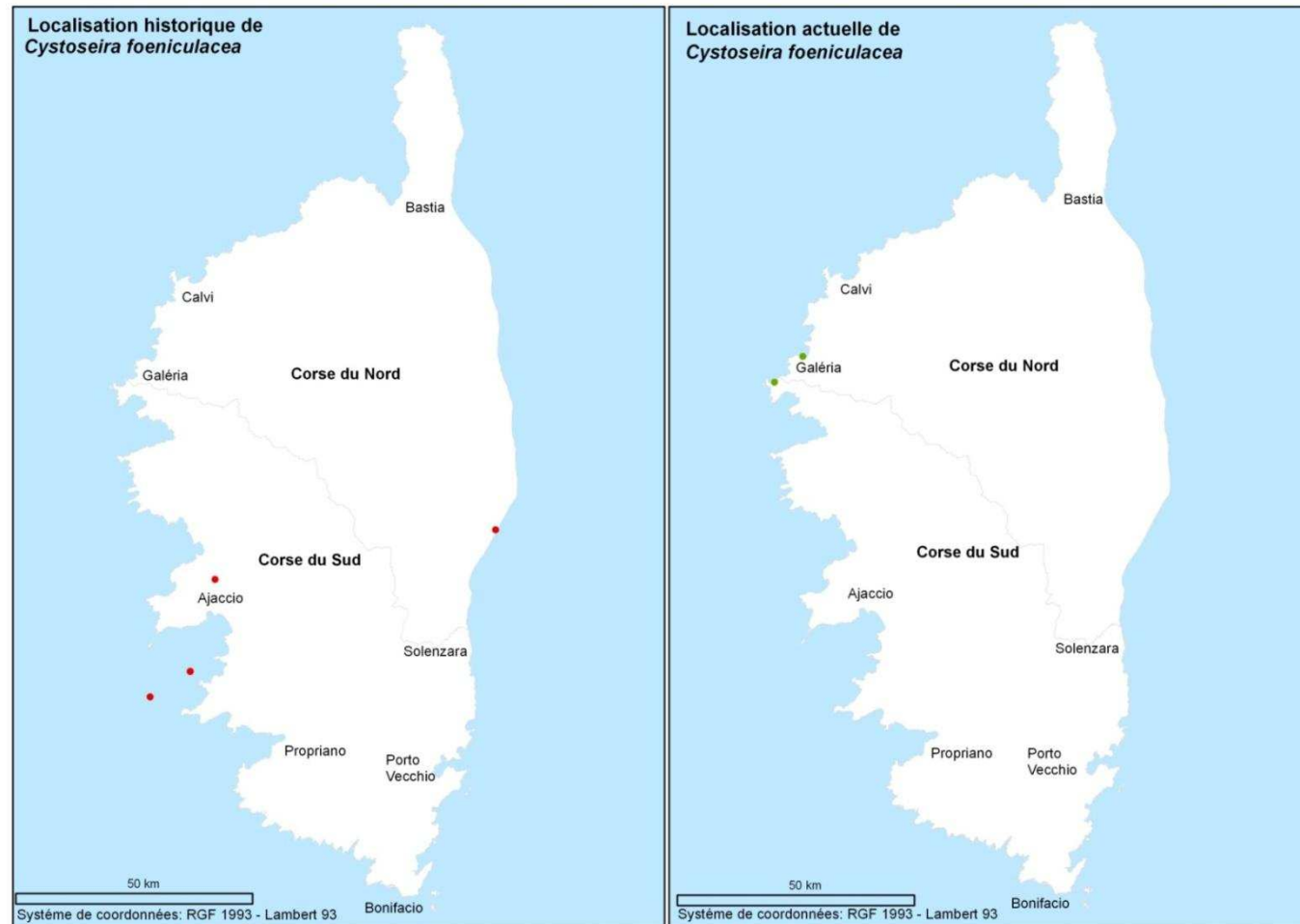


Figure III-15: Carte des locations historiques à gauche et actuelles à droite de *C. foeniculacea* en Corse. Les points situés en mer et sur terre vers Ajaccio indiquent que la localisation n'est pas précise (baie d'Ajaccio et Ajaccio).

III.4 CONCLUSIONS

La situation de ces quatre espèces est très différente. En effet, *C. amentacea* est très abondante malgré quelques zones de régressions spectaculaires autour de rejets urbains de surface. Les autres rejets sont tous en profondeurs et n'impactent pas l'espèce. Malgré cela l'espèce reste vulnérable à une pollution catastrophique, comme une marée noire. L'espèce, bien que consommée par *Sarpa salpa* et *Paracentrotus lividus* (Sala *et al.* 1998) est peu sensible aux herbivores, l'étage bathymétrique où elle se développe n'étant pas celui de prédilection de ces herbivores. Même s'ils détruisent des individus isolés, comme des transplants (Susini 2006), ils ne peuvent faire disparaître des ceintures bien établies. Cependant l'abondance observée ne signifie pas que l'espèce n'est pas en danger. L'analyse de la structure et de la diversité génétique des populations des régions PACA et Corse permettra de compléter ces données de répartition (voir chapitre 7).

Pour *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, la situation est critique car leur habitat a été détruit irrémédiablement notamment dans les Alpes-Maritimes et les Bouches du Rhône. L'eutrophisation et la pollution observées dans les années 1960 semblent avoir eu un impact sur ces espèces qui auparavant se développaient même dans des ports. Mais le plus grave reste le surpâturage par les oursins *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* qui ont profondément modifié les écosystèmes des roches photophiles depuis une trentaine d'années.

La comparaison des données historiques et données actuelles sur les localisations précises montrent que la grande majorité (53% à 100%) des populations des espèces de petits fonds ont disparu (Tableau III-5) que ce soit sur le continent ou en Corse. Les populations de *C. amentacea* ont été moins impactées aucune population n'a disparue en Corse et 26% à 32% des populations ont disparu sur le continent (Tableau III-5).

Tableau III-5 : Estimation des populations perdues le long du littoral continental et Corse (en %)

	<i>C. amentacea</i>	<i>C. barbata</i>	<i>C. crinita</i>	<i>C. foeniculacea</i> f. <i>tenuiramosa</i>
Bouches-du-Rhône	27	100	100	100
Var	26	100	71	100
Alpes-Maritimes	32	91	53	91
Corse	0	87.5	80	57

Chapitre III : Répartition géographique des populations de quatre espèces de *Cystoseira* : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

Cette étude permet donc un état des lieux exhaustif de la répartition des ces quatre espèces qui servira de base aux futures études de dynamique des populations comme cela a été fait sur *Macrocystis pyrifera* (Reed *et al.* 2006; Kinlan 2007).

Cette étude de répartition pourra être mise en parallèle à des études de génétique des populations afin de comprendre si i) l'isolement géographique des populations des espèces de petits fonds entraine un isolement génétique de ces populations et inversement ; ii) l'abondance de *C. amentacea* permet une connectivité génétique entre les différentes populations ; iii) la structure génétique de *C. amentacea* dépend de la répartition géographique de l'espèce et iv) la continuité des ceintures de *C. amentacea* ont-elles un impact sur la structure génétique de l'espèce. Les deux derniers points seront étudiés dans le chapitre VI.

CHAPITRE IV
RESILIENCE DE
CYSTOSEIRA AMENTACEA* VAR. *STRICTA
SUITE A UNE DETERIORATION PARTIELLE
DE LA CEINTURE.

IV.1 INTRODUCTION

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence que les zones de régressions importantes étaient principalement situées à proximité des grandes agglomérations de la région PACA. Ces régressions peuvent être assimilées au passage d'un état stable à un état stable alternatif à un autre.

Si le passage de l'un à l'autre (du plus complexe au plus simple) est généralement rapide l'inverse est plus délicat (Andersen *et al.* 2009). Le retour à l'état stable d'origine implique que les espèces le composant aient des capacités de résilience et/ou résistance leur permettant de revenir. McCann (2000) a défini la résilience comme « une mesure de la stabilité d'un système. Plus le système est résilient plus son retour à l'équilibre sera rapide après une perturbation ». Il a aussi défini la résistance comme : « une mesure du degré de changement d'une variable après une perturbation. La résistance est souvent utilisée comme une mesure discrète qui estime la capacité d'une communauté à résister à une invasion ».

Les communautés de l'infra-littoral rocheux sont régulées par des facteurs naturels biotiques (prédation, compétition) et abiotiques (hydrodynamisme, dessiccation pour l'horizon haut, sédimentation). Elles sont soumises à de fortes pressions anthropiques comme la destruction de l'habitat, le rejet d'émissaires ou encore les marées noires qui ont un effet direct ou comme la surpêche qui entraîne une disparition des Sars et Dorades, prédateurs des oursins, qui a un effet indirect. Ces communautés sont généralement dominées par de grandes Phaeophyceae, qui sous la pression anthropique régressent dans toutes les mers et océans du monde (Dayton *et al.* 1998; Soltan *et al.* 2001; Steneck *et al.* 2002; Thibaut *et al.* 2005a; Airolidi & Beck 2007). Or ces espèces structurent l'habitat rocheux et abritent de nombreuses espèces animales et végétales.

D'une manière générale, on suppose que la disparition des espèces structurante de l'habitat a des conséquences désastreuses sur la biodiversité de cet habitat. Cet impact a été étudié de manière expérimentale à plusieurs reprises que ce soit dans le milieu terrestre ou le milieu marin. En effet la disparition d'espèces structurantes n'entraîne pas toujours de diminution de la diversité des espèces avoisinantes mais elle entraîne systématiquement un réarrangement des peuplements, avec la diminution du nombre d'individus de certaines espèces (comme certaines espèces épiphytes ou les espèces de la strate sciaphile) et le développement d'autres (Benedetti-Cecchi & Cinelli 1992; Bulleri *et al.* 2002).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Le défi majeur est de comprendre si ces Phaeophyceae structurantes sont capables de recoloniser naturellement leur milieu après une perturbation ou si le changement d'un état stable à l'autre est irréversible. La vitesse de recolonisation dépend directement de plusieurs facteurs :

- le degré de dégradation : plus la dégradation est importante plus la recolonisation est lente (Speidel *et al.* 2001).
- la proximité d'individus fertiles et des capacités de dispersion de l'espèce. La recolonisation de *Fucus vesiculosus* augmente avec la densité "d'individus parents" qui augmente le nombre de propagules et donc le succès de recolonisation (Korpinen & Jormalainen 2008).
- la distance de dispersion : une espèce qui disperse à faible distance va recoloniser lentement son milieu par rapport à une espèce qui disperse loin. Chez les Phaeophyceae, la dispersion est généralement considérée comme courte. Ainsi la plupart du recrutement se fait aux environs proches des adultes reproducteurs (Kendrick & Walker 1995; Serrao *et al.* 1996).
- la capacité d'installation durable des stages précoces est fondamentale dans la distribution et l'abondance des populations benthiques (Taylor & Schiel 2003). Les deux moments critiques de cette installation durable sont la première installation quand le zygote se fixe au substrat par son mucilage et la seconde quand les rhizoïdes prennent le relais du mucilage (Hardy & Moss 1978; Brawley & Johnson 1991). L'installation implique que les zygotes doivent trouver un endroit propice à leur développement et s'y installer. Les facteurs biotiques et abiotiques qui ont un rôle direct ou indirect dans l'installation et la survie des zygotes sont nombreux. Parmi les facteurs abiotiques, la taille, la forme et la nature des sédiments (minéral ou organique) influent sur les capacités d'installation et de développement des zygotes de *Fucus* sp. (Chapman & Fletcher 2002 et les références qui y sont citées). L'action des vagues peut aussi avoir un impact important sur l'installation des zygotes (Vadas *et al.* 1990; Denny 1995; Taylor & Schiel 2003). Enfin l'eutrophisation du milieu due aux activités humaines peut perturber l'installation des zygotes en retardant notamment la formation des rhizoïdes (Bergström *et al.* 2003). Parmi les facteurs biotiques, les algues de la strate turf (i.e. algues dressées filamenteuses ou calcaires < 5cm) peuvent inhiber l'installation des zygotes des Phaeophyceae comme cela a été montré sur de nombreuses espèces telles que *Fucus vesiculosus* (Berger *et al.* 2003; Korpinen & Jormalainen 2008), *Macrocystis* sp. (Dayton *et al.* 1984) et *Ecklonia radiata*

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

(Kennelly 1987). Une fois installé, le zygote est souvent brouté par la faune tels que certains gastéropodes (Korpinen & Jormalainen 2008), des oursins (Breen & Mann 1976; Mann 1977; Dean *et al.* 1984, 1988; Benedetti-Cecchi & Cinelli 1995) et enfin des poissons téléostéens herbivores (Andrew & Jones 1990; Vergés *et al.* 2009).

En Méditerranée, la côte rocheuse de l'horizon haut de l'étage infralittoral supérieur est l'habitat de prédilection de quelques espèces du genre *Cystoseira*. Ces espèces vivant à cet étage échappent aux principaux herbivores (*Paracentrotus lividus*, *Sarpa salpa*) et ne subissent pas de pressions intenses de surpâturage comme d'autres espèces d'algues brunes (Mann 1977, Dean *et al.* 1984, Benedetti-Cecchi & Cinelli 1995). Cependant cette même préférence d'habitat les rend vulnérables aux pollutions de surface telles que les rejets d'émissaire, les marées noires et les pollutions de surface. Les impacts de la pollution sur les espèces du genre *Cystoseira* sont multiples : diminution de la complexité de l'écosystème (Diez *et al.* 1999), impact sur le développement des rameaux secondaires de *C. brachycarpa* var. *balearica* (Hoffman *et al.* 1988) et diminution du développement de *C. crinita* (Sales *et al.* 2011). Dans le chapitre précédent, nous avons établi que les zones de régressions de *C. amentacea* se trouvaient à proximité des zones urbaines de la région PACA et notamment des zones de rejets comme les émissaires de Cortiou et Sicié. En milieu perturbé, *C. amentacea* est remplacée par *C. elongata*, *M. galloprovincialis* (Bellan-Santini 1963; Bitar 1980; Desrosiers *et al.* 1990; Soltan *et al.* 2001; Bulleri *et al.* 2002; Mangialajo *et al.* 2008) ou *C. compressa* (Mangialajo *et al.* 2012). En se plaçant dans un environnement non perturbé nous avons voulu savoir par la présente étude i) si *C. amentacea* était capable de recoloniser son milieu après une perturbation ii) si le temps de recolonisation dépendait du site où avait eu lieu la perturbation et iii) afin de mieux comprendre le processus de recolonisation, quel modèle de succession pouvait être appliqué à ce système.

IV.2 MATERIEL & METHODES

La zone d'étude est localisée en Méditerranée nord-occidentale, dans la région de Nice. Seulement 2 espèces du genre *Cystoseira* se développent le long de la région d'étude : *C. amentacea* et *C. compressa*. Les autres espèces de l'infra-littoral supérieur ont disparu à cause de la destruction de leur habitat et du surpâturage.

Dans cette région *C. amentacea* est très abondante et forme de larges ceintures le long des côtes exposées à un fort hydrodynamisme. Les populations de *C. amentacea* semblent stables depuis plusieurs décennies.

Les émissaires présents dans la région sont tous situés en profondeur (~80 m) et leur impact sur les populations de fucales de l'infra-littoral n'a pas été mis en évidence à ce jour.

Trois localisations sont sélectionnées : Nice, Saint-Jean-Cap-Ferrat Ouest et Saint-Jean-Cap-Ferrat Est (ci-après C_Nice, SJCF_OUEST and SJCF_EST, Figure IV-1, Tableau IV-1). Ces 3 sites ont été sélectionnés car ils présentent de belles ceintures continues de *C. amentacea*. De plus ils sont exposés au même hydrodynamisme et sont orientés sud/sud-est. Au sein de chaque site, les 3 zones ont été choisies aléatoirement. La distance les séparant varie de 30 m à 110 m. Les zones sont considérées comme indépendantes. Dans chaque zone, 5 quadrats de 25 cm de côté, ont été choisis aléatoirement entre -0.5 et 0.5 m de profondeur. La distance minimum, entre quadrat, est de 25 cm. Chaque quadrat est considéré comme un réplica.

En juin 2010, l'ensemble des 45 quadrats (Figure IV-2) a été nettoyé de toutes espèces à l'aide d'un marteau et d'un burin (Boudouresque 1971). Un quadrat était considéré comme totalement nettoyé quand toutes les algues présentes, crampon inclus pour les *Cystoseira*, avaient été enlevées. Après le « scraping », tous les quadrats ont été marqués avec de la pâte collante de type IVEGOR afin d'être plus facilement identifiables par la suite.

Le recouvrement des quadrats par les différentes espèces a été suivi tous les 2 mois de juin 2010 à juin 2011. A cause des tempêtes et du fort hydrodynamisme, le suivi n'a pas pu être fait entre juin 2011 et mars 2012. Le pourcentage de recouvrement de chaque taxon a été estimé visuellement au cours de chaque suivi. Les différents taxa ont été regroupés en 4 groupes fonctionnels : Rock (substrat et algues encroûtantes), strate Turf (majoritairement *Halimtilon squarrosa*, *Wrangelia penicilata*, *Corallina elongata*), la

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

strate Arbustive (majoritairement composée de *Laurencia* sp.) et la strate Arborescente (composée de 2 espèces de *Cystoseira* i.e. *C. amentacea* et *C. compressa*).

L'ensemble de l'étude s'est donc déroulée sur 8 dates (Tableau IV-2) et un total de 360 quadrats ont été analysés.

Tableau IV-1 : Position GPS des 2 quadrats qui marquent les limites de chaque zone au sein de chaque localisation.

Localisation	Zone	Quadrat	Latitude Nord	Longitude Est
SJFC_EST	1	Q1/5	43°41'12.10"	7°20'59.25"
		Q5/5	43°41'12.02"	7°20'59.21"
	2	Q1/5	43°41'10.70"	7°20'58.01"
		Q5/5	43°41'10.64"	7°20'57.88"
	3	Q1/5	43°41'10.42"	7°20'56.53"
		Q5/5	43°41'10.61"	7°20'56.57"
SJCF_OUEST	1	Q1/5	43°41'4,40"	7°20'43,03"
		Q5/5	43°41'4,41"	7°20'43,15"
	2	Q1/5	43°41'4,59"	7°20'44,13"
		Q5/5	43°41'4,68"	7°20'44,20"
	3	Q1/5	43°41'4,26"	7°20'40,90"
		Q5/5	43°41'4,14"	7°20'40,84"
C_Nice	1	Q1/5	43°41'8,27"	7°17'44,38"
		Q5/5	43°41'8,64"	7°17'44,42"
	2	Q1/5	43°41'10,49"	7°17'40,84"
		Q5/5	43°41'10,54"	7°17'40,57"
	3	Q1/5	43°41'9,21"	7°17'46,08"
		Q5/5	43°41'9,03"	7°17'45,97"

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

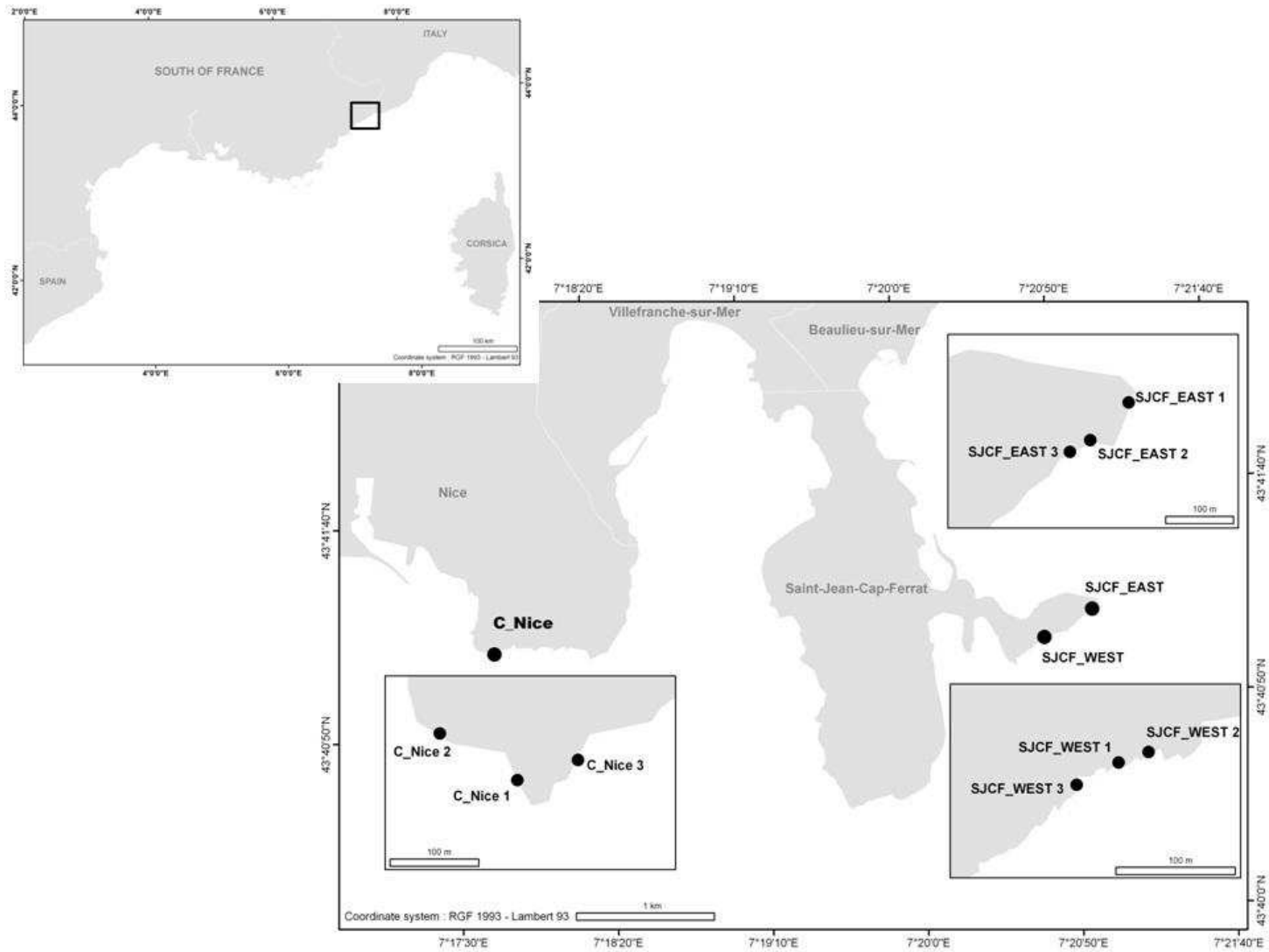


Figure IV-1 : Carte des 3 sites et des 9 zones de l'étude.

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

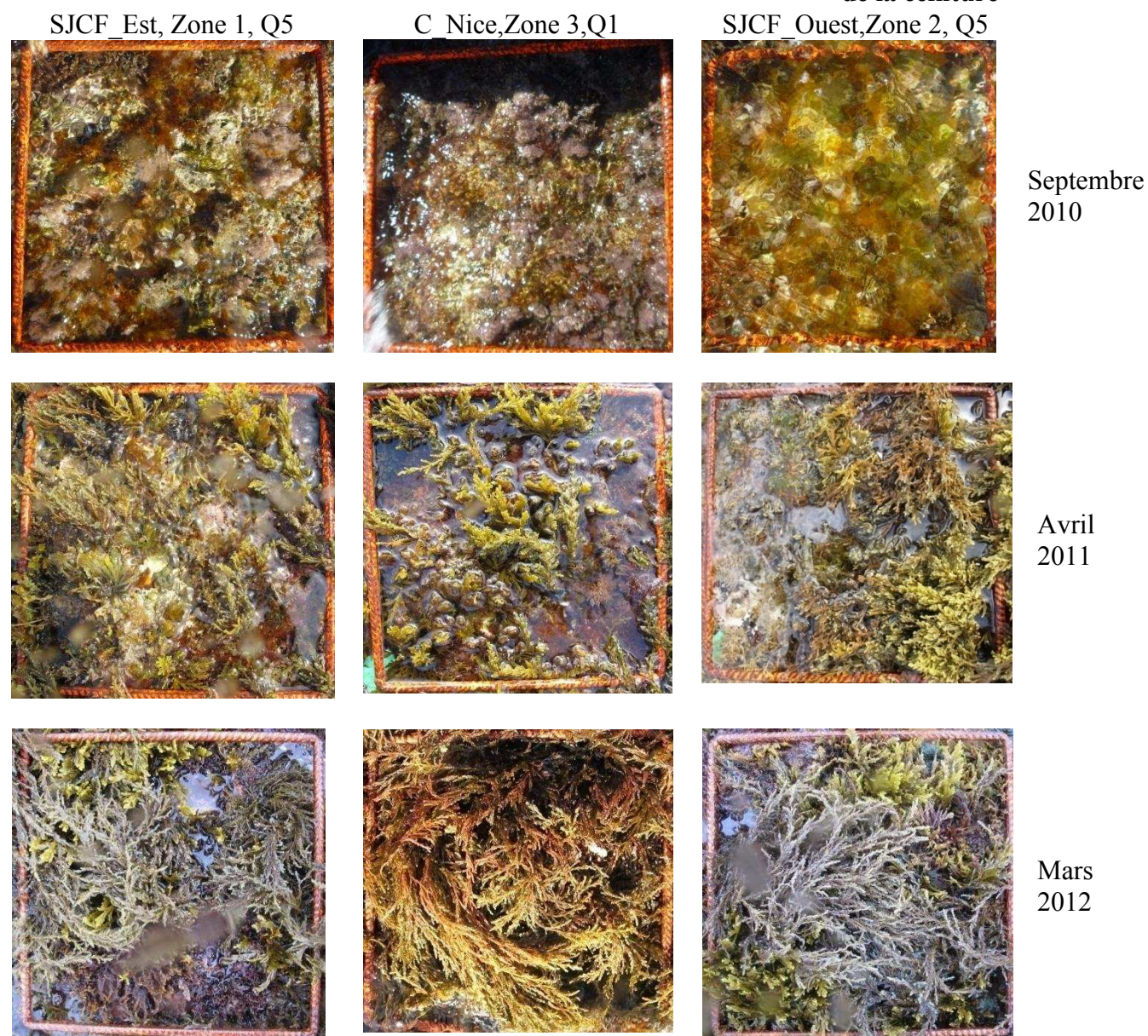


Figure IV-2 : Evolution du recouvrement de 3 quadrats (1 par site) au cours du temps septembre 2010 en haut, avril 2011 au milieu et mars 2012 en bas. La colonne de gauche montre l'évolution du 5^{ème} quadrat de la zone 1 de SJCF_Est ; La colonne du milieu montre l'évolution au cap de Nice du 1^{er} quadrat de la zone 3 et la colonne de droite montre l'évolution du recouvrement à SJCF_Ouest du 5^{ème} quadrat de la zone 2

Tableau IV-2 : Correspondance des dates et des mois.

Date	Mois
Juin 2010	1
Septembre 2010	3
Novembre 2010	5
Janvier 2011	7
Avril 2011	10
Juin 2011	12
Mars 2012	21
Aout 2012	26

IV.2.1 Analyse des données

L'analyse de l'évolution du recouvrement des différentes algues est réalisée en 4 étapes, (i) l'évolution du recouvrement du peuplement au cours du temps et de l'espace (ii) l'évolution de chaque strate au cours du temps et de l'espace (iii) Evolution de la strate Arborescent par rapport aux autres strates réunies et (iv) Evolution de *C. amentacea* par rapport à *C. compressa*.

L'ensemble des analyses statistiques est réalisé avec le logiciel PRIMER 6 (Clarke & Gorley 2006). Les représentations graphiques sont réalisées avec les logiciel PRIMER 6 et Rstudio (un environnement de développement pour R).

IV.2.1.1 Evolution du peuplement

Cette analyse permet de répondre à la question : le recouvrement du peuplement (les 4 strates considérées comme un ensemble) évolue-t-il au cours du temps et de l'espace ?

Une PERMANOVA (analyse multivariée de la variance par permutation) (Anderson 2005), basée sur la matrice de similarité de Bray-Curtis, est utilisée pour tester la significativité des différences multivariées entre les différentes dates de suivi, entre les 3 sites et au sein des sites. Tous les termes d'interactions sont testés aussi. Le design d'échantillonnage de cette analyse est basé sur les 3 facteurs suivants : Site (Si ; facteur fixé ; 3 niveaux C_Nice, SJCF_Est et SJCF_OUEST), Zone (Zo(Si) ; facteur aléatoire niché dans site ; 3 niveaux) et Mois (Mo ; facteur fixé ; 8 niveaux i.e. un par date de suivi).

Afin de visualiser en 2D l'évolution du recouvrement global au cours du temps et de comparer l'évolution du recouvrement entre les sites, une nMDS (non-metric multidimensional scaling, (Clarke 1993) est réalisée à partir de la matrice de Bray-Curtis.

A cause du grand nombre de points (360), aucun résultat exploitable n'est apparu. Une seconde nMDS est donc réalisée sur les centroïdes (valeur moyenne du recouvrement) de chaque site. Les groupes obtenus à partir du dendrogramme (group average clustering) sont superposés au résultat de la seconde nMDS afin de vérifier l'adéquation des représentations. Dans notre étude, le clustering permet de regrouper les mois où l'assemblage est identique.

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

La nMDS est complétée par un « vector overlay » à partir d'une corrélation de Pearson basée sur les centroïdes de chaque zone. Cette représentation permet de visualiser quelle(s) strate(s) est (sont) majoritaire(s) à un temps donné.

L'avantage de La matrice de Bray-Curtis dans les analyses multivariées est que le double zéro n'est pas considéré comme une ressemblance. Ainsi deux quadrats qui n'ont pas une des strates ne sont pas considérés comme plus proche l'un de l'autre que des autres.

IV.2.1.2 Evolution de chaque strate

Cette analyse permet de répondre à la question : comment chaque strate évolue au cours du temps et de l'espace ? Elle permet de suivre la succession des espèces au cours du temps et donne donc des informations essentielles pour définir le modèle de succession qui s'applique à notre étude.

L'étude de l'évolution du recouvrement de chacune des différentes strates a été réalisée à partir de matrices Euclidiennes, qui sont toujours utilisées pour des analyses univariées de la variance par permutation (PERANOVA). Elles permettent de faire des tests analogues aux ANOVA par permutation.

Le design utilisé est le même que pour l'analyse du peuplement complet : le facteur Site (Si ; facteur fixé ; 3 niveaux C_Nice, SJCF_Est et SJCF_OUEST), le facteur Zone (Zo(Si) ; facteur aléatoire niché dans site ; 3 niveaux) et le facteur Mois (Mo ; facteur fixé ; 8 niveaux i.e. un par date de suivi).

IV.2.1.3 Evolution de la strate Arborescente par rapport aux autres strates réunies

Cette analyse permet de répondre à la question : la strate Arborescent, composée des espèces du genre *Cystoseira*, recolonise-t-elle son milieu au cours du temps ?

Pour cela une PERANOVA a été réalisée. Un design à 4 facteurs a été utilisé avec les 3 facteurs précédents : Site (Si ; facteur fixé ; 3 niveaux C_Nice, SJCF_Est et SJCF_OUEST), Zone (Zo(Si) ; facteur aléatoire niché dans site ; 3 niveaux) et Mois (Mo ; facteur fixé ; 8 niveaux i.e. un par date de suivi), plus un 4^{ème} facteur nommé strate (St, facteur fixé à 2 niveaux i.e. *Cystoseira* et autres). Le niveau « autre » est composé du recouvrement des 3 strates Rock, Turf et Arbustive réunies.

IV.2.1.4 Evolution de *C. amentacea* par rapport à *C. compressa*

Enfin cette analyse permet de répondre à la question : La recolonisation de la strate Arborescente est-elle due à *C. amentacea*, notre espèce cible, ou *C. compressa*, une espèce opportuniste ?

Comme pour les analyses précédentes, une PERANOVA est réalisée à partir d'un design à 4 facteurs : Mois ; Site ; Zone(Site) et le facteur fixé Taxa à 2 niveaux *C. amentacea* ou *C. compressa*.

Pour chaque PERMANOVA et PERANOVA, les P-values sont obtenues après 9999 permutations. Quand moins de 200 permutations étaient possibles, les P-value considérées sont celles du test de Monte-Carlo. Tous les tests pairwise ont été réalisés via Primer-Permanova en utilisant le pair-wise test du logiciel.

Des comparaisons par paire sont réalisées pour chaque facteur et terme significatif.

IV.3.RESULTATS

IV.3.1 Evolution du peuplement

Le but principal de cette analyse était de suivre l'évolution de la recolonisation des quadrats au cours du temps et de l'espace. Les ceintures de *C. amentacea* autour des carrés dénudés sont restées stables tout au long de l'expérience, aucune régression n'a été observée, les conditions de développement de l'espèce sont donc restées favorables. La densité des populations de *C. amentacea* servant de témoin n'ont pas changées au cours du temps, elle recouvrait l'intégralité du substrat.

Les résultats de la nMDS montrent que le peuplement n'est pas le même au début de l'expérience et à la fin quelque soit le site (Figure IV-3). De plus il semble que l'assemblage de C_Nice soit différent de celui des sites de Saint-Jean-Cap-Ferrat. Le « vector overlay » (Figure IV-4) montre que l'assemblage des premiers mois (3, 5, 7) est principalement composé des strates Rock, Turf et Arbustive pour tous les sites. A partir du 10^{ème} mois, les différences entre les sites apparaissent clairement.

Pour C_Nice, des différences entre les assemblages des 3 zones sont observées. Deux zones sur 3 sont composées majoritairement de Rock, petite et moyenne strate alors que la 3^{ème} zone est composée principalement de la strate haute. Les mois suivants les 3 zones sont composées en grande partie par les strates petite et moyenne.

Pour SJCF_Est, la strate Arborescente (i.e. *Cystoseira*) et la strate Rock sont majoritaires au 10^{ème} et 12^{ème} mois. Puis la strate Arborescente domine 21^{ème} mois avant de régresser

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

entre les 21^{ème} et 26^{ème} mois. Pour SJCF_Ouest, la strate Arborescente devient dominante au 12^{ème} mois et le reste jusqu'à la fin de l'expérimentation (Figure IV-4).

Les résultats obtenus avec la nMDS et le « vector overlay » sont confirmés par la PERMANOVA. En effet, l'évolution du recouvrement dépend du temps et du site i.e. du terme d'interaction MoisxSite (Tableau IV-3, $F=4.2$, $p\text{-value}<0.001$). Les différences observées entre les zones d'un même site sont significatives ($F=2.77$, $p\text{-value}<0.001$) mais comme le facteur zone est aléatoire, les comparaisons 2 à 2 n'ont pas été possibles (Figure IV-5).

Tableau IV-3 : Résultats de la PERMANOVA obtenus à partir de la matrice de similarité de Bray-Curtis.

Source	df	MS	Pseudo-F	%
Mois	7,00	47862,00	60,32***	48,06
Site	2,00	20849,00	9,51***	7,17
Zone(Site)	6,00	2195,40	2,77***	1,61
MoisxSite	14,00	3331,90	4,20***	7,76
Résiduel	322,00	793,47		35,40
Total	351,00			100,00

Résiduel i.e. tout ce qui n'est pas expliqué par nos facteurs et termes ; % : part de la variance expliquée par les facteurs ; *** : $P\text{-Value}<0.001$.

Les résultats du nMDS et vecteur montre que le principal changement de la composition de l'assemblage a eu lieu entre les mois 7 et 10. Ces résultats sont confirmés par les tests de comparaison par paire. Le peuplement, tout site confondu, est significativement différent entre les mois 1, 3 et 5 d'un côté et les mois 12, 21 et 26 de l'autre. Le changement ayant lieu entre les mois 7 et 10 (Figure IV-6).

Les comparaisons 2 à 2, au sein de chaque site (Figure 7, petites lettres) et entre les sites à un mois donné (Figure IV-7, lettres majuscules) permettent d'approfondir l'analyse. Ainsi pour les 3 sites, l'assemblage est significativement différent entre le début et la fin de l'étude (Figure IV-7, petites lettres). D'abord principalement composé des strates rock, Turf et Arbustive, la strate principale devient la strate Arborescente. A partir du 10^{ème} mois. Le changement se produit entre les mois 7 et 10 i.e. janvier et avril 2010. Les comparaisons de la composition de l'assemblage entre les sites ne montrent pas de tendance particulière. Les assemblages observés dans les différents sites se ressemblent et se différencient au gré des saisons (Figure IV-7, lettres majuscules).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

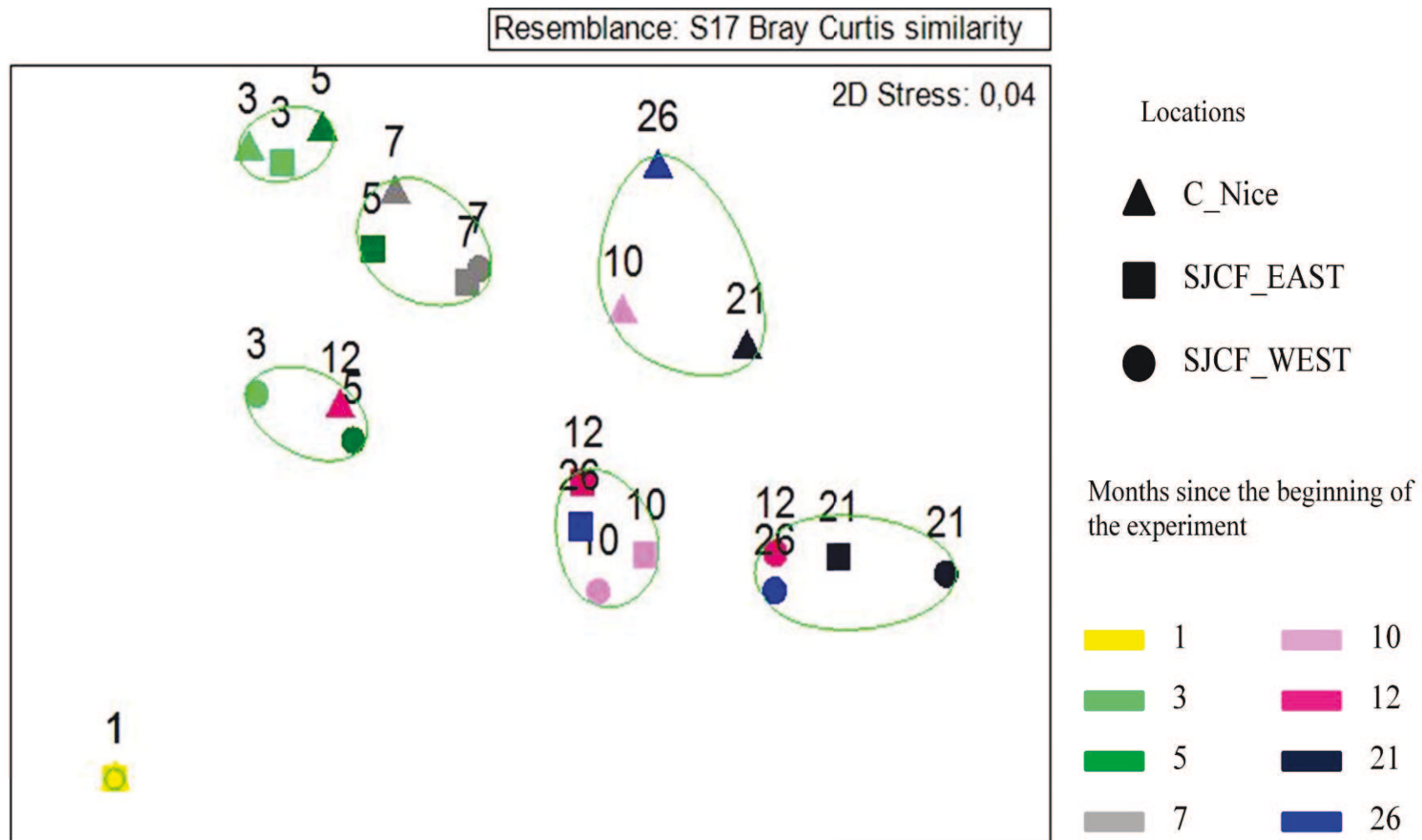


Figure IV-3 : 2D nMDS de la recolonisation spatio-temporelle de l'assemblage algal basée sur la matrice de Bray-Curtis des centroïdes (stress=0.04). Chaque point correspond au recouvrement moyen d'un site. Les cercles correspondent au cluster du dendrogramme pour une similarité de 30%.

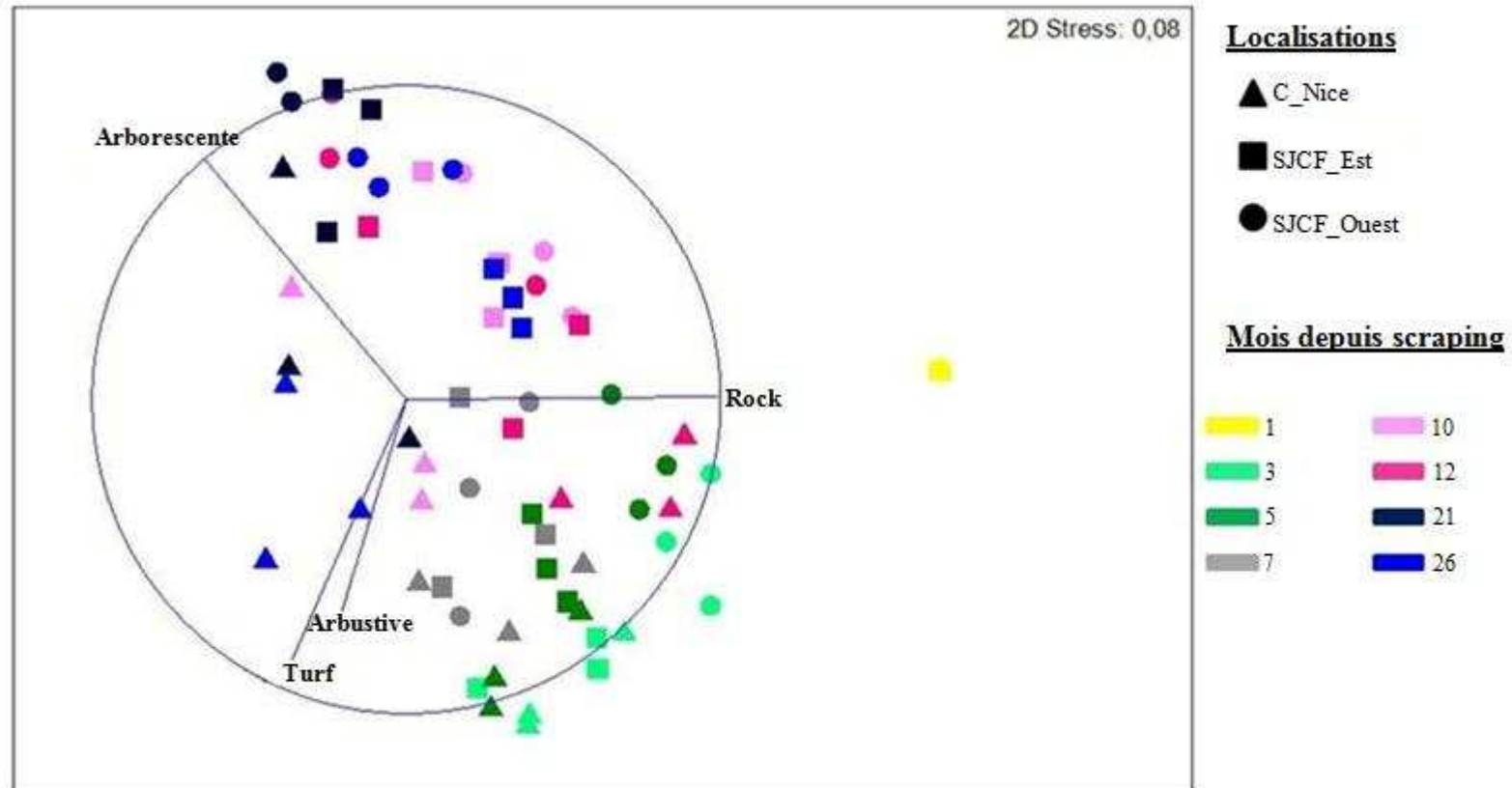
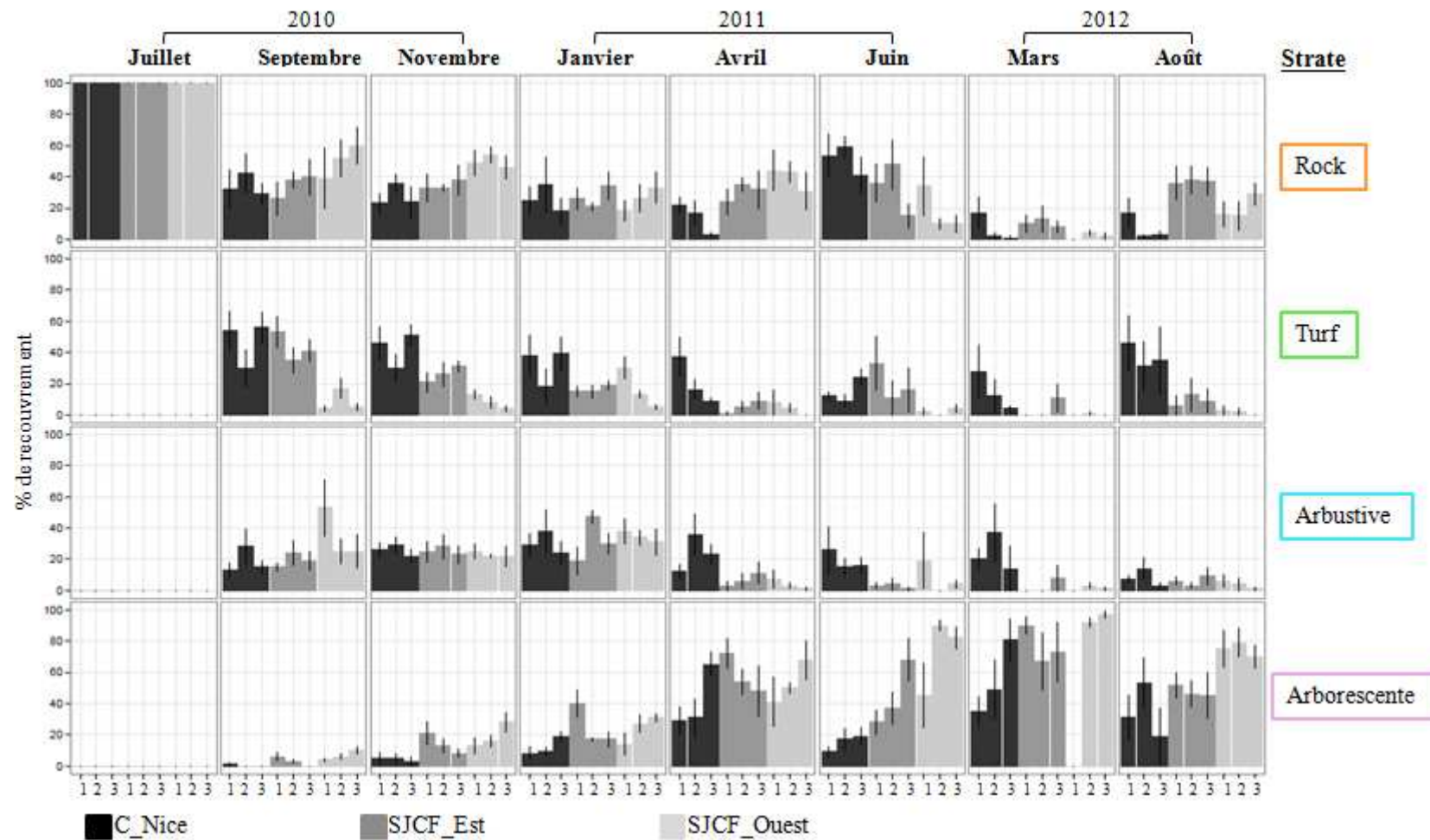


Figure IV-4 : « Vector overlay » basé sur une corrélation de Pearson. Chaque point représente l'assemblage moyen d'une zone. Chaque axe représente la part de chaque strate dans le recouvrement au cours du temps.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse



Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

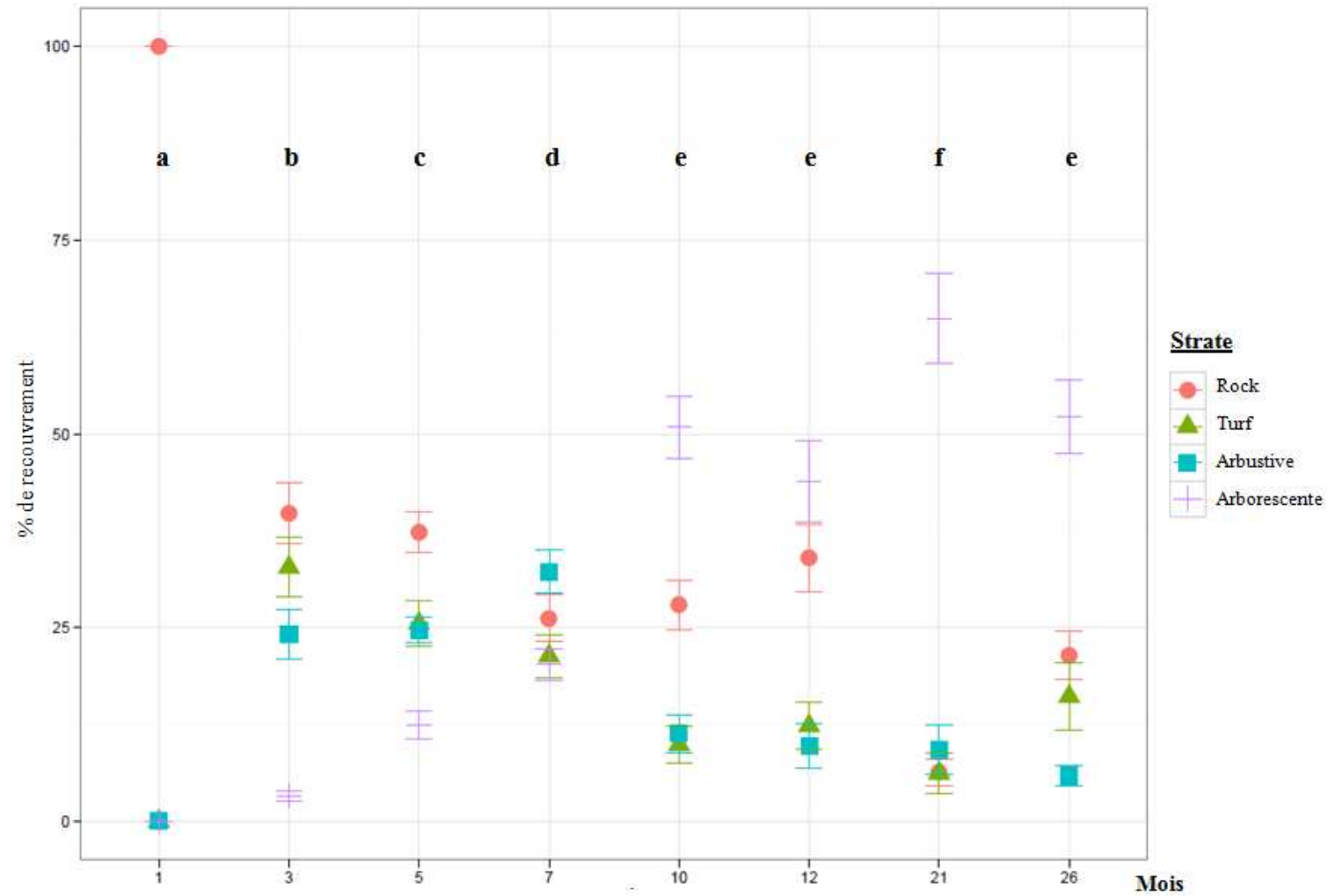


Figure IV-6 : Evolution temporelle de l'assemblage global. Chaque point représente la moyenne du recouvrement de la strate (cf. légende du graphique). Les lettres différentes indiquent une différence significative de l'assemblage. Les barres d'erreurs indiquent l'erreur standard.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse



Figure IV-7 : Comparaison de l'évolution spatio-temporelle du recouvrement du peuplement. Chaque point représente le recouvrement moyen par site de chaque strate. Les lettres majuscules indiquent la comparaison du peuplement entre les sites pour un mois donné. Les lettres minuscules représentent les différences du peuplement entre les différentes dates au sein d'un site.

IV.3.2 Evolution de chaque strate

Après avoir étudié, l'assemblage dans son ensemble, nous nous intéressons ici à l'évolution du recouvrement de chaque strate séparément afin de comprendre l'impact des différents facteurs et termes sur chaque strate.

L'ensemble des facteurs et termes d'interaction sont significatifs pour toutes les strates (Tableau IV-4) sauf Site et Zone(Si) pour la strate Rock et Site pour la strate Arbustive (respectivement Tableau IV-4 a et c).

Pour les strates Rock, Turf et Arbustive la majorité de l'évolution du recouvrement dépend d'autres facteurs (Tableau IV-4 a, b et c) comme l'évolution du recouvrement de la strate Arborescente. Pour la strate Arborescente en revanche, le facteur majoritaire est le facteur temps, 48.53% de la variation observée est due au facteur temps (Tableau IV-4d).

Tableau IV-4 : PERANOVA réalisée pour chaque groupe fonctionnel Rock (a), Turf (b), Arbustive (c) et Arborescent (d) à partir de leur matrice Euclidienne respective. % : l'estimation des composants de la variance ; Résidu : part de variance non expliquée par nos facteurs. Le terme d'interaction MoisxZone(Site) a été exclu de l'analyse pour les strates Rock, Turf et Arbustive car sa p-value>0.25 et l'estimation des composants de la variante de ce terme étaient <0.* :p-value<0.05 ; ** :p-value<0.01 et * :p-value<0.001.**

a-Rock

Source	df	MS	Pseudo-F	%
Mois	6	5027,4	12,24***	16,75
Site	2	1101,1	2,2803	0,96
Zone(Site)	6	483,07	1,1761	0,34
MoisxSite	12	1990,8	4,847***	17,15
Résidu	280	410,73		64,80
Total	306			100

b-Turf

Source	df	MS	Pseudo-F	%
Mois	6	3665,4	11,487***	12,60
Site	2	15043	14,325**	22,67
Zone(Site)	6	1052	3,2966**	3,55
MoisxSite	12	1109,3	3,4763***	8,90
Résidu	280	319,11		52,27
Total	306			100

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

c-Arbustive

Source	df	MS	Pseudo-F	%
Mois	6	4280	16,33***	22,44
Site	2	1633,20	1,87	1,82
Zone(Site)	6	875,62	3,34**	4,41
MoisxSite	12	720,04	2,75**	7,65
Résidu	280	262,11		63,67
Total	306			100

d- Arborescente

Source	df	MS	Pseudo-F	%
Mois	6	27978	47,611***	48,53
Site	2	15433	10,114**	10,60
Zone(Site)	6	1528,9	3,8738***	2,59
MoisxSite	12	1522,2	2,5901*	4,95
MoisxZone(Nice)	35	587,98	1,4898*	3,00
Résidu	245	394,68		30,32
Total	306			100

La Figure IV-8 montre l'évolution de chaque strate au cours du temps tous sites confondus. Le recouvrement des 4 strates est différent entre le début et la fin de l'expérimentation. La strate Rock décline tout au long de l'expérience de 100% à 20% entre juin 2010 et août 2012. Les strates Turf et Arbustive augmentent durant les 5 premiers mois et atteignent 40% du recouvrement. Leur présence dans les quadrats diminue ensuite tout au long de l'étude jusqu'à 15%.

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

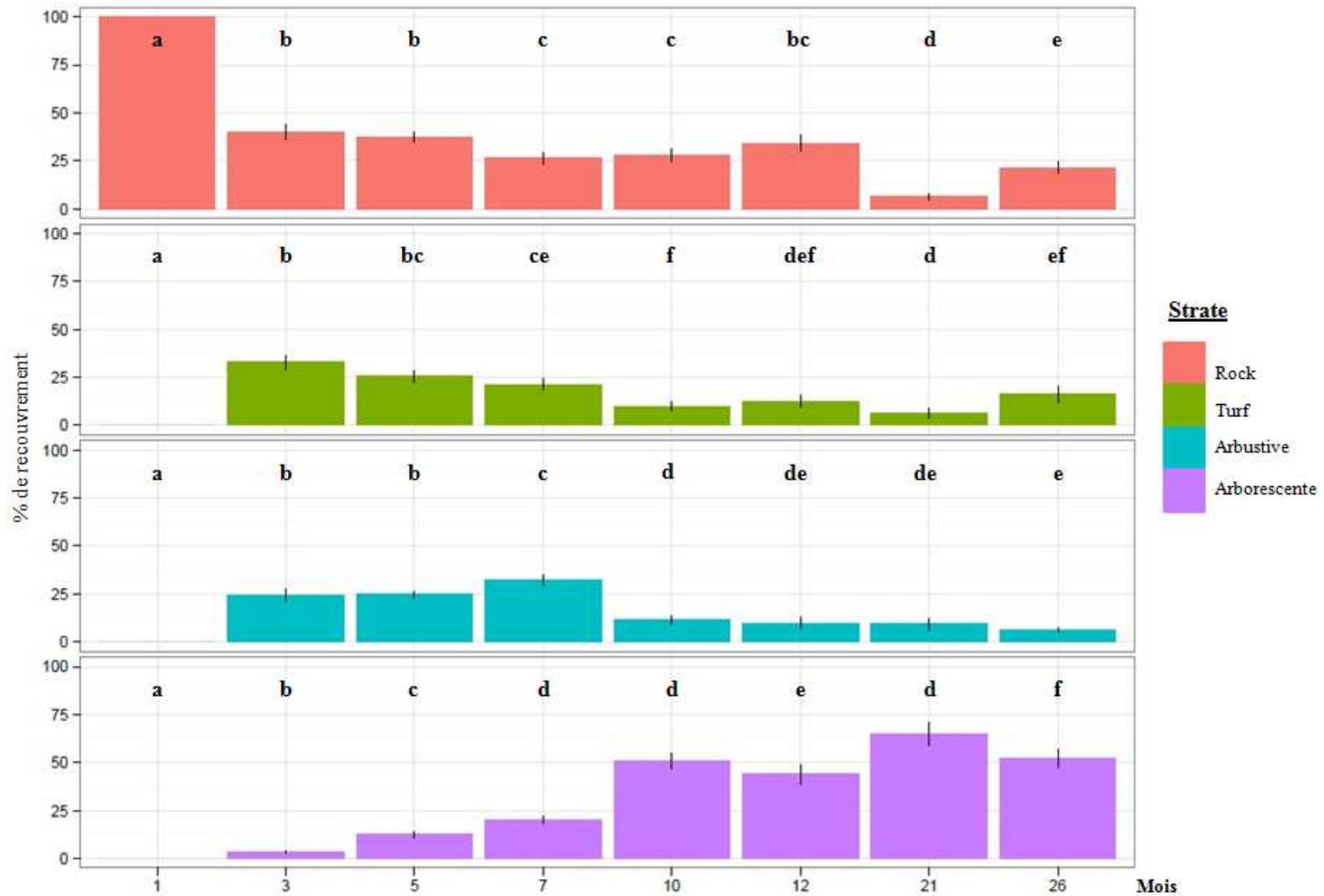


Figure IV-8 : Evolution du recouvrement de chaque strate au cours du temps. Des lettres différentes indiquent une différence significative.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Le terme d'interaction MoisxSite est significatif pour les 4 strates (p-value<0.001 pour Rock et Turf, p-value<0.01 pour Arbustive et p-value<0.05 pour la strate Arborescent). Nous avons donc pu réaliser des comparaisons 2 à 2 pour étudier plus en détail l'évolution spatio-temporelle du recouvrement de chaque strate. Nous nous sommes d'abord intéressés à l'évolution temporelle de chaque strate dans les différentes localisations (Figure IV-9). La comparaison des sites montre que l'évolution des différentes strates n'est pas exactement la même dans les différents sites. Cependant, sur l'ensemble des sites, toutes les strates sont différentes entre le début et la fin de l'étude avec une diminution des strates Rock, Turf et Arbustive et l'augmentation de la strate Arborescent. A C_Nice, le recouvrement de la strate Arbustive est resté constant tout au long de l'étude tandis que celui de la strate Turf décroît régulièrement jusqu'au 12^{ème} mois puis se stabilise avant de ré-augmenter causant la diminution de la strate Arborescent aux 21^{ème} et 26^{ème} mois. Sur ce site à la fin de l'étude les strates Turf et Arborescent sont presque égales (~40%). A SJCF_Est, le recouvrement des premiers mois est principalement composé des strates Rock, Turf et Arbustive. Puis à partir du 10^{ème} mois l'espace est partagé entre les strates Rock et Arborescent. A SJCF_Ouest, la strate Turf est très peu développée.

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

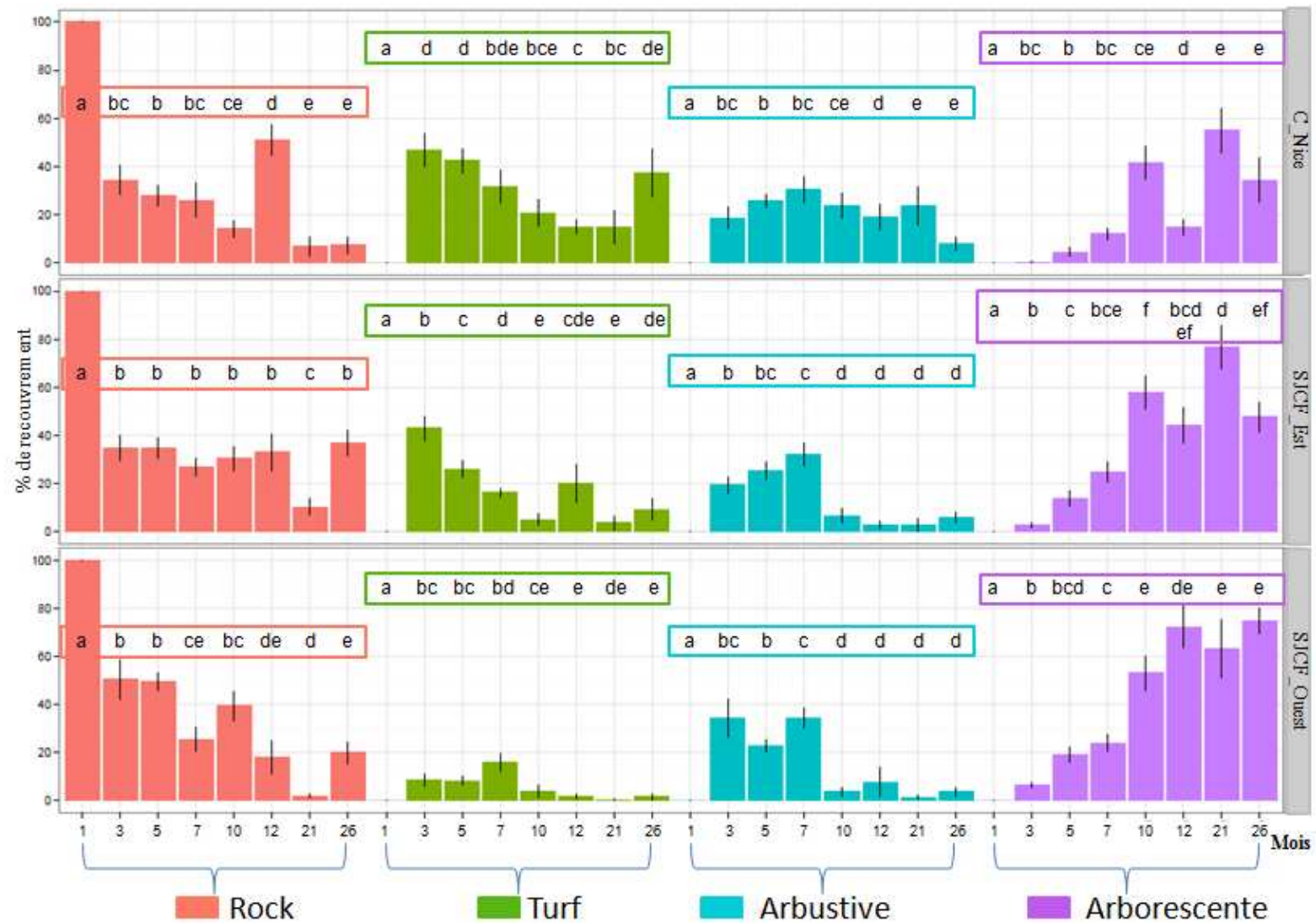


Figure IV-9 : Evolution temporelle du recouvrement de chaque strate au sein de chaque site. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre 2 dates.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

L'analyse des différences de recouvrement de chaque strate, entre les différents sites, (Figure IV-10) ne montre pas de patron particulier comme sur la Figure IV-7 (lettre majuscule).

Les analyses réalisées jusqu'à maintenant nous ont permis de montrer que le facteur qui entraîne le plus de modifications dans les différentes strates et sur l'assemblage complet est le temps plus que le site. L'observation du recouvrement montre que les strates Rock, Turf et Arbustive ont tendance à diminuer au cours du temps contrairement à la strate Arborescent qui augmente.

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

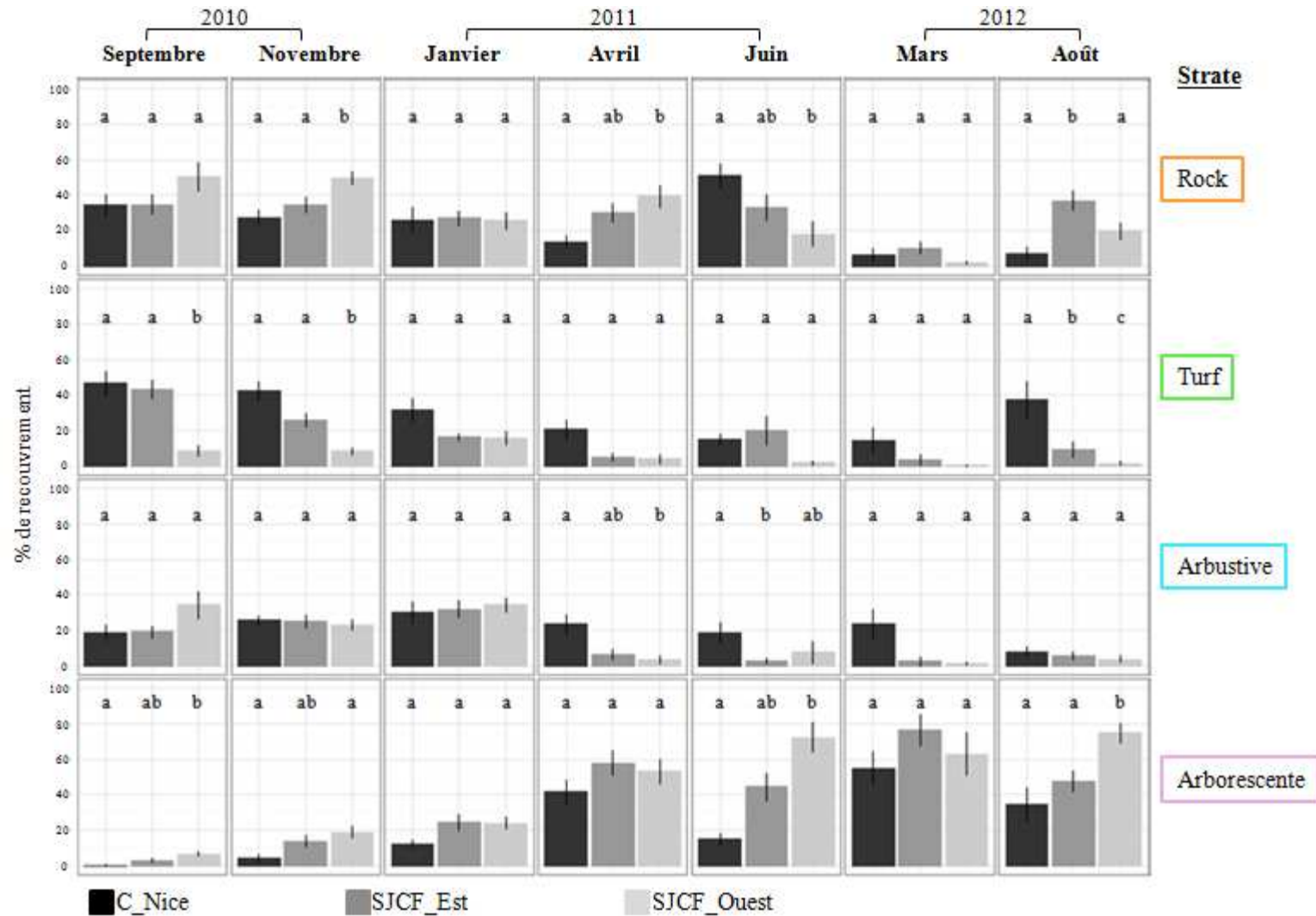


Figure IV-10 : Comparaison du recouvrement de chaque strate dans chacun des sites pour un mois donné.

IV.3.3 Evolution de la strate Arborescente par rapport aux autres strates réunies.

Nous allons maintenant vérifier si la strate Arborescente composée de *Cystoseira* a réussi à recoloniser son milieu et à devenir majoritaire sur l'ensemble des sites.

La PERANOVA réalisée montre que tous les facteurs et termes d'interaction sont significatifs (Tableau IV-5). La variance observée qui illustre l'évolution du recouvrement est principalement due au terme d'interaction MoisxStrate (48.84% ; Pseudo-F=47.64, P-value<0.001).

Tableau IV-5 : PERANOVA réalisée afin de comparer le recouvrement de la strate Arborescente et celui des autres strates réunies. * :p-value<0.05 ; ** :p-value<0.01 et * :p-value<0.001.**

Source	df	SS	MS	Pseudo-F	%
Strate	1	99790	99790	32.72**	12.37
MoisxStrate	6	3.36E+05	55955	47.64***	48.84
SitexStrate	2	61733	30867	10.12*	10.67
Zone(Site)xStrate	6	18347	3057.8	8.71***	3.11
MoisxSitexStrate	12	36532	3044.3	2.59*	4.99
MoisxZone(Site)xStrate	35	41158	1176	3.35***	6.45
Résidu	551	1.93E+05	350.98		13.57
Total	613	8.11E+05			100

L'évolution du recouvrement des strates Arborescente et Autre (Rock+Turf+Arbustive) est illustrée par la Figure IV-11. Les comparaisons par paire montrent que la strate Arborescente est significativement différente des autres strates aux mois 3, 5, 7 et 21.

Aux mois 3, 5 et 7, la strate Arborescente est minoritaire puis la tendance s'inverse aux mois 10 et 12 où la strate Arborescente est égale aux autres. Puis la strate Arborescente devient nettement majoritaire puisqu'elle occupe plus de 80% de l'espace des quadrats. Enfin cette dernière diminue de ~20% entre les 2 derniers mois.

La strate Arborescente a donc bien recolonisé son milieu. Comme 2 espèces de *Cystoseira* se partagent l'espace dans cette zone du littoral, qui de *C. amentacea* ou *C. compressa* est la plus présente ?

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

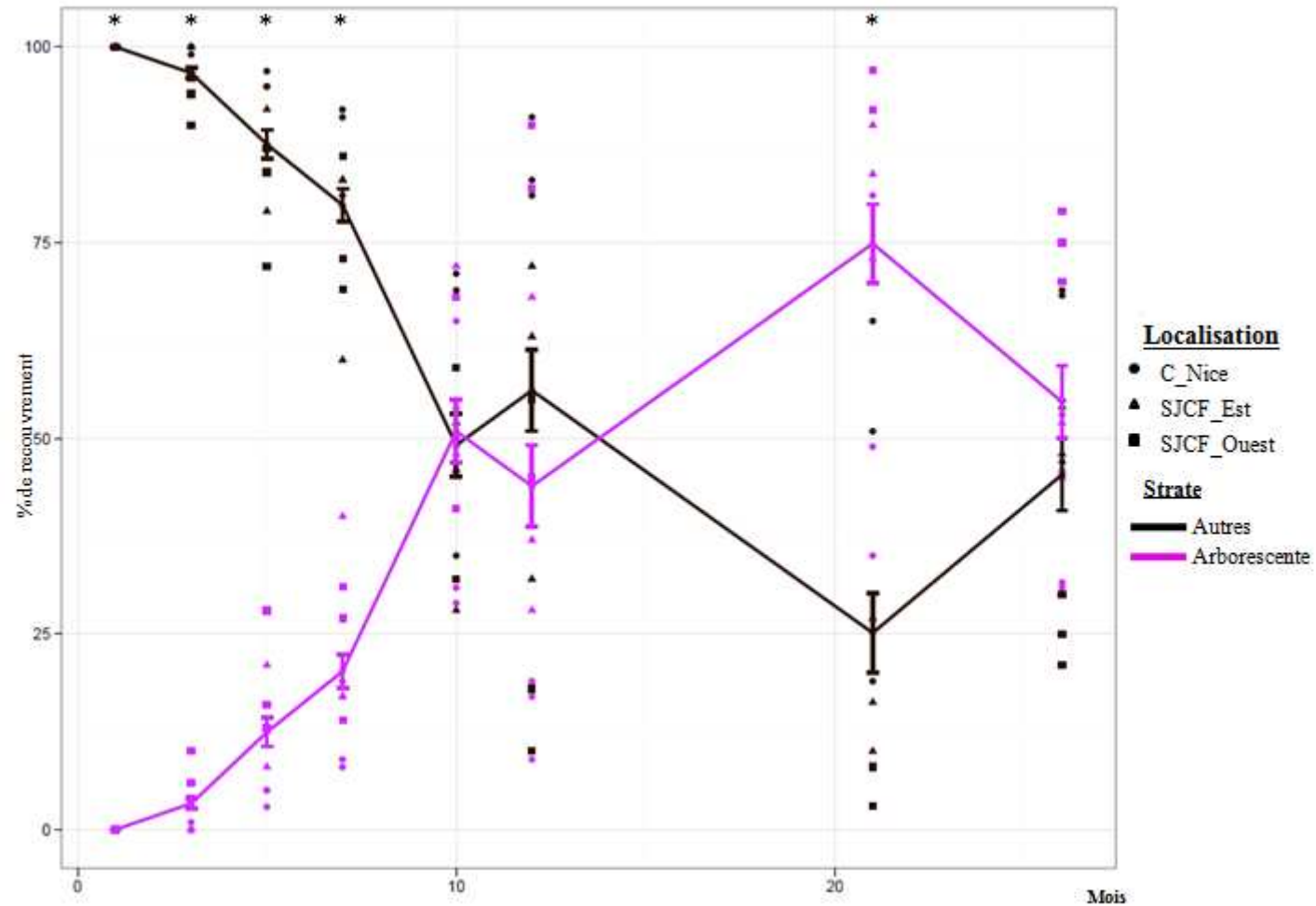


Figure IV-11 : Evolution de la strate Arborescente (en violet) et des autres strates, Rock+Turf+Arbustive, réunies en noire. La strate Arborescente est significativement minoritaire durant les 7 premiers mois. Puis la dominance s'inverse et la strate Arborescente devient dominante au 21^{ème} mois. *=p-value<0.05.

IV.3.4 Evolution de *C. amentacea* par rapport à *C. compressa*

Le but de cette dernière analyse est de comprendre quelle espèce de la strate Arborescente est la plus fréquente dans l'ensemble des quadrats. Est-ce *C. amentacea* notre espèce d'intérêt ou *C. compressa* l'espèce opportuniste ?

Les résultats de la PERANOVA (Tableau IV-6), montrent que le facteur majoritaire est le facteur temps (Mois) puis l'évolution du recouvrement dépend du terme d'interaction MoisxTaxa (p-value<0.001).

Tableau IV-6 : PERANOVA réalisée sur la matrice Euclidienne afin de suivre l'évolution du recouvrement des 2 espèces de *Cystoseira*.

Source	df	MS	Pseudo-F	%
Mois	7	15797.00	20.04***	25.51
Site	2	6692.80	9.52**	3.83
Taxa	1	9161.50	7.42*	3.39
Zone(Site)	6	703.79	2.32*	0.77
MoisxSite	14	789.41	2.60**	2.47
MoisxTaxa	7	4814.10	16.01***	15.37
Zone(Site)xTaxa	6	1238.30	4.08***	3.58
MoisxSitexTaxa	14	300.45	No test	-
MoisxZone(Site)xTaxa	41	418.20	No test	-
Res	605	303.51		45.08
Total	703			100

Les termes d'interaction MoisxZone(Site) et SitexTaxon ont été exclus de l'analyse car leur p-value>0.25 et l'estimation des composants de la variante de ces 2 termes étaient <0.

La Figure IV-12 représente graphiquement l'évolution du recouvrement de ces deux taxa dans les 3 sites ainsi que sur les données globales tous sites confondus. Les comparaisons par paire montrent des différences significatives aux mois 10, 21 et 26. *C. compressa* est significativement plus présente sur l'ensemble des sites au mois 10 puis son recouvrement chute et *C. amentacea* devient dominante aux mois 21 et 26.

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

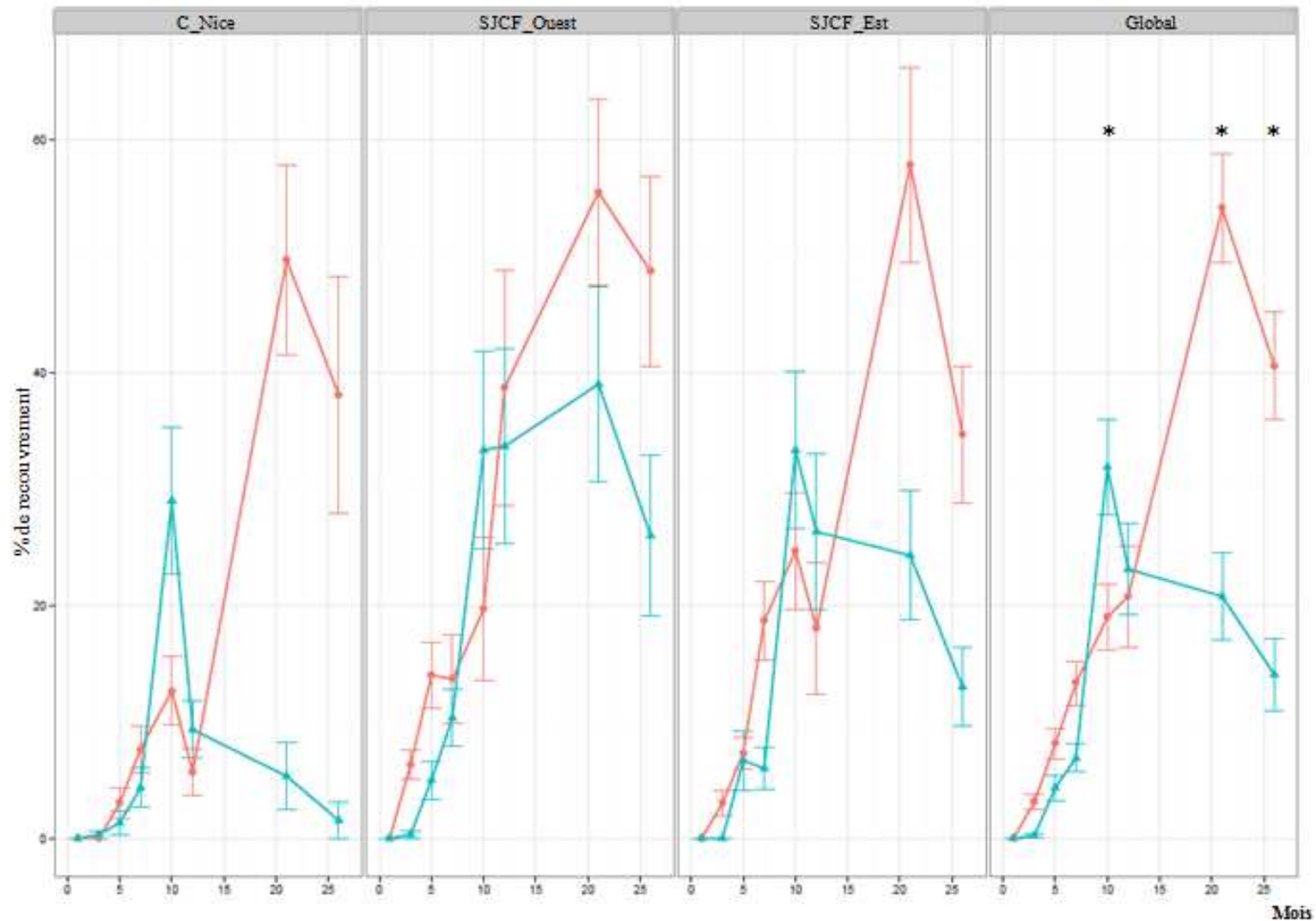


Figure IV-12 : Comparaison de la recolonisation de *C. amentacea* (ligne rouge) et de *C. compressa* (ligne bleue) dans chaque site et entre tous les sites. Cette figure montre que *C. amentacea* devient dominante à partir du 10^{ème} mois. Les barres représentent l'erreur standard.

IV.4 DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Cystoseira amentacea a bien réussi à recoloniser son milieu sur l'ensemble des sites étudiés ce qui indique que *C. amentacea* est une espèce où le recrutement de jeunes individus est possible contrairement à d'autres espèces *C. zosteroides* ou *C. spinosa* (Ballesteros *et al.* 2002). Dans notre étude les premiers individus de *C. amentacea* apparaissent au 3^{ème} mois ce qui est nettement plus rapide que ce qu'avait observé Huvé (1960) et Soltan *et al.* (2001). Les différences observées entre notre étude et celle d'Huvé peuvent être dues à la surface dénudée initialement. Huvé (1960) a dénudé au total 1m² d'un tenant alors que nous avons dénudé 2.8m² entre 3 localisations. Chacun de nos quadrats dénudés, faisait 25cm de côté, nous étions donc sur une distance plus courte que la limite de dispersion estimée par Mangialajo *et al.* (2012). Ainsi la recolonisation n'était pas limitée par un éloignement des individus fertiles. La différence observée entre Soltan *et al.* (2001) et la présente étude est non seulement due à la surface (respectivement plusieurs centaines de m² et quelques m²) mais pourrait aussi être due à la nature et la fréquence de la perturbation (Maggi *et al.* 2012). En effet, alors que le scraping constitue un stress aigu, le stress représenté par l'émissaire de Cortiou est un stress chronique. Le fait que la résilience de *C. amentacea* ne soit pas la même en fonction du stress subit indique que le système montre une stabilité que (Connell & Slatyer 1977) ont défini comme « stabilité de voisinage ».

Il serait intéressant de refaire cette expérience sur les mêmes sites avec une variation de la surface dénudée de 25x25 à 1 ou 2 m² par exemple. Ainsi nous pourrions savoir si la recolonisation est aussi rapide, dans les mêmes conditions environnementales, sur une surface plus grande. Nous pourrions aussi connaître le pattern de recolonisation : est ce que la recolonisation se ferait des bords vers le centre ? Est ce qu'elle serait aléatoire en fonction des zygotes qui réussiraient à s'installer ?

Le choix de la surface dénudée dépend i) de la forme des ceintures, qui sont en général peu ou moyennement large (de la mer jusqu'à plus haut sur le littoral) mais qui s'étendent sur plusieurs dizaines de mètres, ii) de la topographie du site, cet étage infralittoral est constamment battu par les vagues ce qui rend ce travail délicat et très « météo-dépendant » et iii) d'un problème éthique : *C. amentacea* est une espèce protégée et la destruction, même partielle, des ceintures doit être faite avec précaution car les conséquences peuvent être graves sur le long terme (voir chapitre VI). De plus durant l'hiver où les tempêtes ne sont pas rares, certains individus de *C. amentacea* se détachent

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

facilement du substrat (observation personnelle). Ce phénomène est surtout observé autour de la zone dénudée. Ceci indique que le scraping en plus de détruire une surface donnée, il fragilise une zone beaucoup plus grande tout autour du quadrat dénudé. Ce phénomène avait déjà été observé sur *Macrocystis pyrifera* (Dayton *et al.* 1992). Cette fragilisation doit être prise en compte dans le choix de la surface à dénuder

Comme illustré par les nMDS et le vecteur (figures IV-3 et IV-4), les premiers mois du suivi sont caractérisés par les strates Rock, Turf et Arbustive alors que les derniers mois sont eux caractérisés par la strate Arborescente. Le changement a lieu entre les 7^{ème} et 10^{ème} mois (janvier et avril 2011). La dominance de la strate Arborescente est due au mois d'avril à *C. compressa* puis jusqu'à la fin du suivi à *C. amentacea*.

Contrairement à d'autres études faites sur les kelps ou d'autres espèces de *Cystoseira* (Benedetti-Cecchi & Cinelli 1996; Bergström *et al.* 2003; Dayton *et al.* 1984; Kennelly 1987; Korpinen & Jormalainen 2008), la présence de la strate turf n'a pas empêchée la recolonisation de la strate arborescente et plus particulièrement de *C. amentacea*. Benedetti-Cecchi & Cinelli (1996) avancent l'hypothèse que la dominance des *Cystoseira* sp. après scraping dépend du moment où s'est fait le recrutement. Si ce dernier précède ou est simultané à l'installation des Turfs alors les *Cystoseira* sp. dominant le recouvrement. Si au contraire le recrutement des *Cystoseira* sp. a lieu après l'installation des Turfs, la compétition pour l'espace est favorable aux Turfs. Dans notre étude, les quadrats ont été dénudés en juin 2010 en pleine période de reproduction. L'installation des plantules a donc été simultanée ou antécédente à celle des turfs. Une fois installés, les deux types de végétation sont très résistants à une invasion (Kennelly 1987). Dayton *et al.* (1984) ont même montré que une fois installée, *Macrocystis pyrifera* semblait inhiber l'installation de la strate turf, surement en privant de lumière la sous strate. Ang (1985) a montré que *Sargassum* spp. une fois installé crée une barrière mécanique (mouvement des thalles, turbulences) contre l'installation de spores ou juveniles d'autres algues. Outre la présence de prédateurs tels que les oursins, une perturbation physique peut fragiliser l'une ou l'autre des strates et permettre un changement de l'espèce dominante (Kennelly 1987; Korpinen & Jormalainen 2008; Vergés *et al.* 2009). *C. amentacea* se développe dans une zone constamment battu par les vagues. Si l'espèce est parfaitement adaptée à ce milieu extrême, cela pourrait ne pas être le cas pour les espèces de la strate Turf. Ainsi même si les espèces de la strate turf se sont développées plus rapidement (dès les premier mois après scraping) leur installation serait limitée par l'hydrodynamisme ce qui expliquerait la

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

possible installation de *C. amentacea*. Cet hydrodynamisme expliquerait aussi pourquoi la strate Rock, correspondant au substrat dénudé, est restée présente tout au long de l'expérience et n'a jamais été remplacée par une surface 100% turf avant la réinstallation de *C. amentacea*. Si cet hydrodynamisme est favorable à l'installation de *C. amentacea*, il n'en est pas moins responsable de la relative lenteur de la recolonisation puisqu'il faut attendre 7 mois pour que la strate Arborescente devienne dominante et 12 mois pour que *C. amentacea* soit l'espèce dominante.

Diverses expériences ont en effet montré que l'action des vagues pouvait être responsable de la perte de 99% des zygotes produits au cours de la reproduction (Vadas *et al.* 1990). Cet arrachage dépend du temps d'installation alloué au zygote avant de subir les assauts des vagues (Taylor & Schiel 2003). Les deux moments les plus délicats sont avant la formation du mucilage qui va fixer le zygote au substrat et au moment où ce mucilage est remplacé par le(s) rhizoïde(s) (Brawley & Johnson 1991). Ceci explique pourquoi la reproduction a généralement lieu pendant une période calme (Taylor & Schiel 2003).

Les différences entre les sites, notamment entre les 2 sites de SJCF et C_Nice, peuvent être dues à la proximité du port de plaisance et de commerce de Nice. Ce port est très actif et les pollutions qui en résultent, pourraient être responsables du recouvrement moins important de *C. amentacea* à C_Nice qu'à SJCF. En effet, la pollution due au rejet de carburant retarde la germination des *Cystoseira* ou Fucales (Burrige & Shir 1995).

Dans tous les sites, on observe la succession des strates Rock, Turf et Arbustive puis Arborescente. Cette succession amène deux hypothèses : la première est que la recolonisation de la strate Arborescente se fait lentement en fonction de la survie des zygotes et de l'espace disponible pour permettre l'installation de ces derniers. La seconde serait que la strate Arborescente ne peut recoloniser un substrat nu. Les zygotes auraient besoin d'autres espèces pour s'installer et se développer. Ces autres espèces pourraient être celles composant les strates Turf et Arbustive. Ces espèces pourraient ainsi être assimilées à des espèces de succession précoce tandis que les *Cystoseira* composant la strate Arborescente seraient des espèces de succession tardive.

Ces deux modèles de succession correspondent à deux des trois modèles développés par Connell & Slatyer (1977) respectivement le modèle de tolérance et le modèle de facilitation (Figure IV-13). Le troisième est le modèle d'inhibition. Ce dernier ne s'applique pas dans notre cas car les espèces du Turf et Arbustive, malgré leur installation

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture
antérieure à celle des *Cystoseira* sp., n'ont pas inhibé l'installation des espèces de la strate Arborescente.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

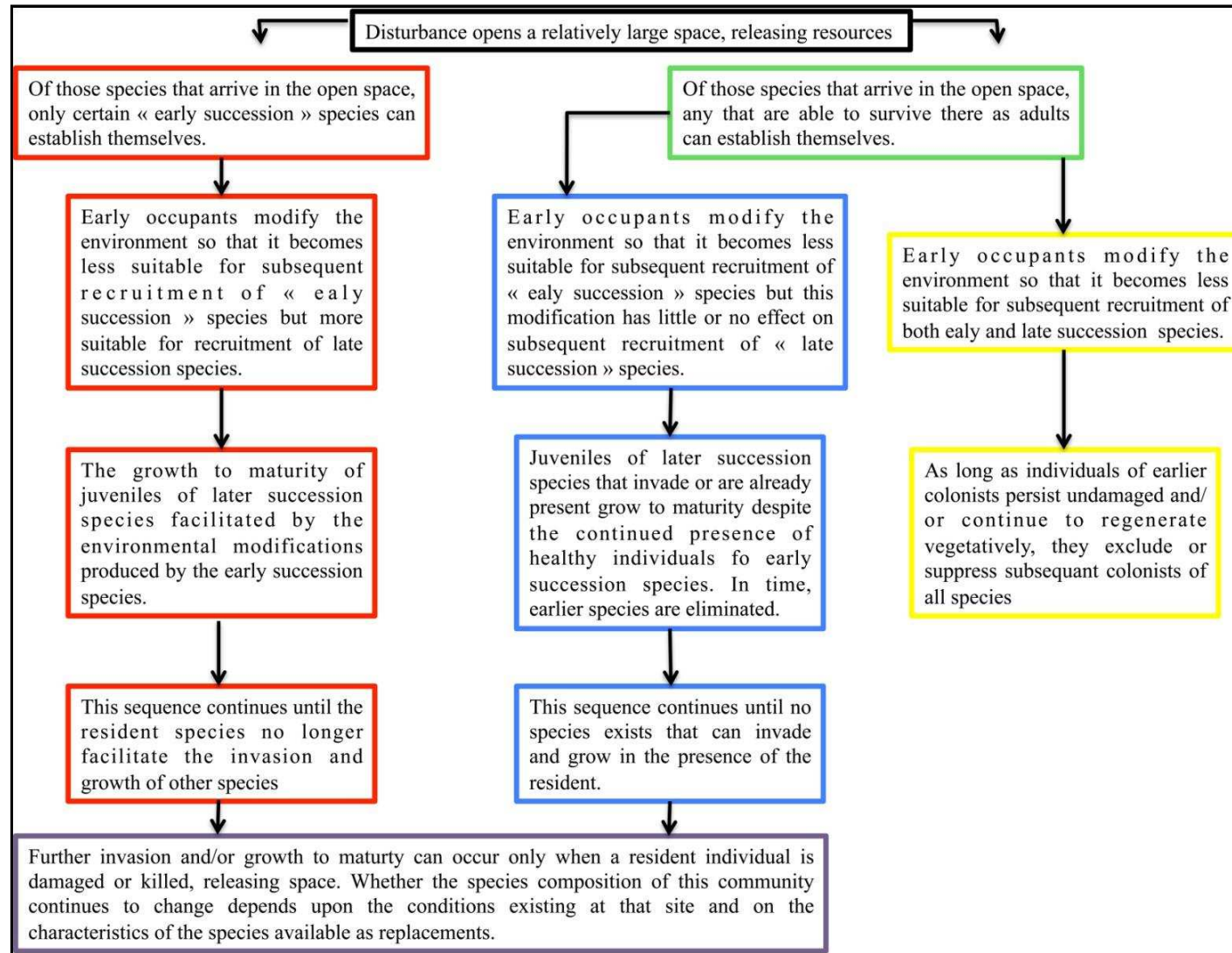


Figure IV-13 : Les trois modèles de succession : la facilitation (en rouge), la tolérance (en bleu) et l'inhibition (en jaune) (Connell & Slatyer 1977).

Chapitre IV : Résilience de *C. amentacea* var. *stricta* suite à une destruction partielle de la ceinture

Le premier modèle pourrait aussi être possible. Les zygotes des espèces de *Cystoseira* auraient besoin des espèces précoces (Turf et Arbustive) pour se fixer sur le substrat et se développer. Les espèces précoces agiraient à la fois comme préparateur de terrain et aussi comme protecteur des zygotes face aux vagues. L'installation progressive des *Cystoseira* sp. limiterait ensuite celui des espèces précoces en les privant de lumière. Dans notre étude ce modèle s'appliquerait aussi au sein de la strate Arborescente. *C. compressa* semble aider l'installation de *C. amentacea*. Connell & Slatyer (1977), dans leur synthèse des mécanismes de recolonisation, montrent que le modèle de facilitation s'applique dans les cas d'environnements extrêmes ce qui est notre cas.

Le second modèle semble aussi cohérent avec ce que l'on observe. L'installation des espèces du Turf et Arbustive n'a pas inhibé celle de la strate Arborescente. L'hydrodynamisme constant a un rôle sur le recouvrement de chaque strate en fonction du temps. Comme les espèces de *Cystoseira* résistent mieux aux vagues, elles deviennent petit à petit dominantes. Une fois installée, elles empêchent l'installation ou le développement des strates Turf et Arbustive en les privant de lumière de part leur canopée.

Cependant une étude complémentaire est nécessaire afin de tester l'hypothèse de facilitation. Sur les mêmes sites que dans cette étude, il faudrait refaire les scrapings dans les mêmes conditions. Sur une partie des quadrats dénudés, il faudrait régulièrement enlever les turfs et ne laisser que les *Cystoseira* sp. Si les *Cystoseira* sp. ne peuvent pas se développer alors les turfs facilitent l'installation des *Cystoseira* sp. Si au contraire les *Cystoseira* sp. se développent malgré l'absence de turf alors nous ne sommes pas dans un modèle de facilitation mais dans le modèle de tolérance (Connell & Slatyer 1977) qui montre un partage de l'espace.

En conclusion, cette étude a montré que *C. amentacea* est capable de recoloniser son milieu après une perturbation ponctuelle. La recolonisation est cependant possible dans des conditions particulières : zone non perturbée, petite surface dénudée. Si une succession d'espèce est observée des analyses complémentaires permettraient de mieux comprendre la dynamique de cette espèce. Enfin la restauration des populations de *C. amentacea* devra prendre en compte la forte mortalité des zygotes et la lente recolonisation.

CHAPITRE V
CARACTERISATION DE 8 MARQUEURS
MICROSATELLITES POLYMORPHES POUR
CYSTOSEIRA AMENTACEA VAR. STRICTA
(FUCALES, SARGASSACEAE).

Ce chapitre correspond à la publication telle qu'elle été soumise et acceptée dans Conservation Genetic Resources :

Robvieux P, Videment J, Ribout C , Forcioli D, Meinesz A, Thibaut T, Bottin L. (2012) First characterization of eight polymorphic microsatellites for *Cystoseira amentacea* var. *stricta* (Fuciales, Sargassaceae). *Conservation Genetics Resources*, **4**, 923–925.

Chapitre V : Caractérisation de 8 marqueurs microsatellites polymorphes pour *C. amentacea* var. *stricta* (Fucales, Sargassaceae)

Abstract

C. amentacea var. *stricta* (Sargassaceae) is an endemic alga of the Mediterranean Sea. It grows in the upper sublittoral wave-exposed zone and is submitted to various anthropogenic pressures resulting in population fragmentation. In order to assess the genetic diversity and structure of these populations, we developed 8 microsatellite markers and validated them on 57 individuals from 2 populations. With 4 to 9 alleles per locus, the observed heterozygosity varied between 0.033 and 0.852. We tested cross-amplification of the 8 primers on *Cystoseira mediterranea*, and it was successful for 7 of these primers.

Keywords: *Cystoseira amentacea* var. *stricta*, Microsatellite, Population genetics, *Cystoseira mediterranea*.

In the Mediterranean Sea, Fucales are mainly represented by the genus *Cystoseira* (Sargassaceae), whose species are currently facing an important decline (Thibaut, Pinedo, *et al.* 2005). *Cystoseira amentacea* var. *stricta* and *Cystoseira mediterranea*, two shallow water species, are highly sensitive to pollution by sewage outfalls (Soltan *et al.* 2001; Thibaut, Pinedo, *et al.* 2005). They are listed under the Appendix 1 of the Bern Convention and are used as indicators of water quality in the implementation of the EU Water-Framework Directive (2000/60/EC) (Ballesteros *et al.* 2007). In order to better assess the long term consequences of the current process of population fragmentation, we have developed 8 microsatellites loci that will be used to assess the connectivity of extant populations. These microsatellites are the first developed for *Cystoseira* species.

Total genomic DNA was extracted using DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen) from a specimen collected in Carro (France, N 43°19'39.15", E 5° 2'30.67"). Microsatellite loci isolation was performed using the FIASCO enrichment technique (Zane *et al.* 2002), further optimized using mixes of biotinylated probes [(ATT)₉, (AGT)₉, (GCT)₈, (TC)₉] and [(CA)₁₇, (AT)₁₇, (GC)₁₇] for the library enrichment procedure. The enriched libraries were produced using TA cloning kit (Invitrogen Corporation©). Ninety six clones presenting an insert were purified and sent to Macrogen Inc. (www.macrogen.com) for sequencing. Among the sequences obtained, 28 microsatellite loci and their flanking primers were identified using MSATCOMMANDER v0.8.1 (Faircloth 2008) and PRIMER 3 software (Rozen & Skaletsky 2000). These 28 primer pairs were then checked on 50 individuals from 5 populations from

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

the French southern Mediterranean coast distant from one another from 25 to 225 km. Out of these 28 loci, 9 amplified consistently and proved polymorphic. Using Multiplex manager (Holleley & Geerts 2009) we created three primer mixes (Table 1) where the forward primer was 5'-labelled with a fluorescent dye (6-FAM, ROX HEX and Dragonfly).

Chapitre V : Caractérisation de 8 marqueurs microsatellites polymorphes pour *C. amentacea* var. *stricta* (Fucales, Sargassaceae)

Tableau 1 : Characterization of eight polymorphic microsatellite loci in *Cystoseira amentacea* var. *stricta*, and results of the cross-amplification in *C. mediterranea*.

Multiplex mix	Loci	Genbank Acc.no.	Primer Sequence (5'-3')	Motif	T°C	Size range	N _a	Cap d'Antibes		SJCF		Banyuls <i>C. mediterranea</i>	
								Ho	HWE	Ho	HWE	Ho	HWE
								He	p-val	He	p-val	He	p-val
1	27	JN181245	F:TGTGTGTGTGCGTGTGTC R:TCCATGCTTCCTACTGTCTG	(C) ₉ (A) ₁₀ TGT(A) ₄	62.5	224-232	4	0.25 0.223	0.484	0.367 0.484	0.157	monomorphic	
	34	JN181247	F:GAGCGCCAGAGAAGAGGTCC R:GTTACTTGCTGCGGACTTGC	(AT) ₆	61	221-227	4	0.423 0.529	0.556	0.852 0.561	0.011 *	monomorphic	
2	20	JN181243	F:TCTACAGGCTCAAGGCCATC R:GAACAAGGGTGCTTGGTCG	(AG) ₁₇	64	215-239	8	0.304 0.349	0.008 **	0.6 0.703	0.019 *	-	
	35	JN181248	F:AGCACCACGTCGAACCTAC R:GCGTGCATGCTAGTAGAAAC	G(T) ₅ GTG(GCT) ₅	68	193-203	6	0.111 0.107	0.76	0.464 0.536	0.145	0.588 0.563	0.372
3	24	JN181244	F:GTGTGGTCCTTGCTTCGTC R:GCATGCTTGACAGCTCTGG	(AGC) ₇	58.1	148-157	4	0.667 0.614	0.834	0.033 0.033	0.926	monomorphic	
	33	JN181246	F:TAACATGCAGCAGGAGGGG R:ACAGGAACAGCGCGGTATG	(GA) ₁₅	56.8	228-260	9	0.593 0.754	0.115	0.6 0.572	0.764	monomorphic	
	51	JN181249	F:CGTGTTTGATCGTGACTGCG R:TTGGCTCTCTTTCGTCGGG	(CA) ₁₁	60	240-250	4	0.538 0.664	0.436	0.3 0.384	0.411	monomorphic	
	58	JN181250	F:GCCCCAATATGATTGTGCCG R:CGAAAGAGGCGGGATTG	(ACT) ₇	53	178-191	7	0.741 0.671	0.664	0.5 0.423	0.53	monomorphic	

T °C: annealing temperature; N_a: number of alleles; Ho: observed heterozygosity; He: expected heterozygosity; HWE: Hardy-Weinberg Equilibrium; *: P < 0.05, **: P<0.01, ***: P<0.001.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Linkage disequilibrium, null allele occurrence, and genetic parameters were computed on 57 individuals from 2 French populations: 30 from Saint-Jean-Cap-Ferrat (N 43°40'27.65", E 7°19'36.61") and 27 from Cap d'Antibes (N 43°32'52.24", E 7° 7'2.24"). All the PCR reactions were performed on a Mastercycler gradient Eppendorf® in a total reaction volume of 25 µL, using Type-it® Microsatellite PCR kit by Qiagen, with 12.5 µL of Master Mix, 2.5 µl of 10x Primer mix, with 0.2 µM of each primer (reverse, forward and labeled forward) (Table 1), 2.5 µl of Q solution, 5 µl of water and ~50 to 100 ng of DNA template. The PCR cycles were as follows: 5 min at 95 °C, 30 cycles of 30 s at 95 °C, 1 min 30 s at 60 °C, 30 s at 72 °C, and finally 7 minutes at 72 °C. PCR products were analyzed on an ABI 3130 Genetic Analyser with GeneScan™ 600 Liz® Size Standard added to each well. Allelic size characterization was performed using Strand software (Toonen & Hughes 2001).

Linkage disequilibrium among the 9 loci was tested using the Genepop Software (Raymond & Rousset 1995). Only one locus showed significant linkage disequilibrium (with 4 others) and was abandoned for the rest of the analysis.

The mean number of alleles per locus, along with the observed and expected heterozygosities per locus (H_o and H_e respectively) and the P-value for the Hardy-Weinberg equilibrium were estimated using Genalex (Peakall & Smouse 2005). The number of alleles per locus per population ranged from 4 to 9 for a mean value of 5.75 alleles, expected heterozygosity (H_e) ranged from 0.033 to 0.754 and observed heterozygosity (H_o) ranged from 0.033 to 0.852 (Table 1). As some loci displayed deviations from Hardy-Weinberg equilibrium (Table 1), we tested for the presence of null alleles for these loci using Microchecker version 2.2.3 (van Oosterhout *et al.* 2004). No significant ($P > 0.05$) occurrence of null allele was detected for these loci. Most of the observed Hardy Weinberg deviations are due to very few individuals and might be due to the very short-distance dispersal of propagules described for this species (Mangialajo *et al.* 2012), resulting in Wahlund effect and even possibly inbreeding within our samples. The 8 microsatellites loci were also tested on 23 specimens of the vicariant species *C. mediterranea*, collected in Banyuls-sur-mer (France, N 42°28'54.58", E 3° 8'15.32"). Only one locus (locus 20) could not be reliably amplified in this species but only one locus (locus 35) was polymorphic on the sample tested (Table 1).

These first loci described for *C. amentacea* var. *stricta* will form an invaluable tool in studies concerning population structure and gene flow of this crucial but endangered and vulnerable species and might also reveal most useful on vicariant species.

CHAPITRE VI
DIVERSITE ET STRUCTURE GENETIQUE DES
POPULATIONS DE
***CYSTOSEIRA AMENTACEA* VAR. STRICTA**
LE LONG DES LITTORAUX PACA ET CORSE.

VI.1 INTRODUCTION

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que l'installation durable d'un zygote dépendait des facteurs biotiques et abiotiques et que la mortalité était grande à ce stade de développement. Dans ce chapitre, nous allons nous intéresser à la diversité et à la structure génétique et donc à la connectivité des populations de *C. amentacea* sur l'ensemble de son aire de répartition en France.

Slatkin (1985) a décrit la connectivité ou flux de gènes comme l'ensemble des mécanismes résultant du mouvement des gènes entre les populations. Les deux principales caractéristiques qui permettent l'étude des flux de gènes sont la structure et la diversité génétique (Kusumo & Druehl 2000). La première est définie comme la distribution non aléatoire des allèles ou des génotypes dans le temps et/ou l'espace (Loveless & Hamrick 1984). La seconde est quant à elle définie comme le nombre et la fréquence des allèles.

Gaines *et al.* (2007) ont identifié 3 schémas de connectivité différents : 1) multiples sous-populations faiblement connectées ; 2) multiples populations bien connectées et 3) barrières au flux de gènes. Les conséquences écologiques des différents types et échelles de connectivité entre populations sont considérables et impliquent des stratégies de conservation différentes. Une espèce formée de sous-populations faiblement connectées peut être caractérisée par un modèle classique de métapopulation subissant l'alternance d'épisodes locaux d'extinction et de recolonisation. Des populations bien connectées auront moins de risque de disparaître grâce aux apports en larves des autres populations. Par contre des populations isolées disparaîtront plus facilement.

L'étude de la dispersion des espèces peut se faire indirectement par l'étude de la connectivité des différentes populations grâce à des marqueurs moléculaires. Les dernières décennies ont permis le développement de différentes techniques permettant l'étude de la structure et de la diversité génétique des populations. Ces techniques se sont basées sur la variabilité enzymatique (marqueurs allozymiques) puis sur la variabilité de l'ADN (marqueurs RFLP, RAPD, AFLP et plus récemment les microsatellites). Les nombreuses études réalisées à partir de ces différents marqueurs permettent aujourd'hui de connaître les inconvénients et les avantages de chacun d'eux (voir table 1 dans Sunnucks 2000). Les principales limites des marqueurs « multilocus » (RAPD, AFLP) sont qu'ils ne permettent pas de comparer des études entre elles, qu'ils ne donnent pas les fréquences alléliques ou qu'ils sont dominants. Les microsatellites eux sont co-dominants, il est donc possible de

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

distinguer les homozygotes des hétérozygotes, les études réalisées sur les mêmes microsatellites sont comparables entre elles car elles reposent sur des analyses monolocus spécifiques. La co-dominance, la grande variabilité allélique et la neutralité vis-à-vis de la sélection font des marqueurs microsatellites les plus utilisés actuellement pour les études de structuration des populations d'une espèce.

Les marqueurs permettent dans un premiers temps de savoir quel est le schéma de connectivité que l'on a, l'impact de la fragmentation et d'évaluer la perte de diversité génétique.

Le milieu marin apparaît comme un milieu ouvert dépourvu de barrière au flux de gène et où toutes les populations d'une espèce sont connectées. Pourtant des barrières à la migration peuvent exister telles que les variations de température (thermocline), le courant ou encore la variation de salinité. Pour les espèces marines benthiques, la connectivité des populations comprend la phase de dispersion allant de la reproduction à l'achèvement du processus d'installation, y compris le choix de l'habitat et la métamorphose (Cowen *et al.* 2007). La dispersion, en milieu marin, va du mètre à la centaine de kilomètres (Gaines *et al.* 2007) en fonction de l'espèce ou, d'une manière plus générale, du groupe taxonomique (Kinlan *et al.* 2005). Chez de nombreuses espèces sessiles ou sédentaires au stade adulte, comme les coraux ou les gorgones, la dispersion est principalement assurée par la phase larvaire en utilisant le courant comme vecteur (Highsmith 1985; Shanks *et al.* 2003). Les grandes Phaeophyceae (Laminariales et Fucales) dominent les communautés benthiques rocheuses des habitats tempérés et froids. Ces espèces ont un rôle écologique essentiel dans le maintien de la biodiversité (Steneck *et al.* 2002). Chez les algues brunes, tous les vecteurs de dispersions sont rencontrés : les spores, les gamètes, les zygotes capables de flotter, les propagules ou des fragments de thalles capables de régénérer un nouvel individu par bouturage.

Mais dans les milieux tempérés, les forêts d'algues brunes font face à une disparition croissante due au changement climatique, à l'eutrophisation, l'urbanisation, la pollution, l'herbivorie, les tempêtes et les maladies (Dayton *et al.* 1998; Steneck *et al.* 2002; Airolidi & Beck 2007). Qu'en est-il des capacités de recolonisation de ces espèces ?

D'une manière générale, la dispersion chez les algues brunes se fait sur de courtes distances, de l'ordre du mètre (Dayton 1985; Santelices 1990) ce qui limite leur capacité de recolonisation. Cependant, des phénomènes de dispersion sur de longues distances, de l'ordre de centaines de kilomètres, ont été mis en évidence (Reed *et al.* 1992; Gaylord *et al.* 2002a, 2006). Ces dispersions se font généralement via des fragments de thalle fertiles

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

qui vont disséminer les propagules et les zygotes au gré du courant (Norton 1992; Harwell & Orth 2002). Les espèces qui profitent le plus de cette dispersion longue distance sont monoïques et pratiquent l'autofécondation, comme *Sargassum muticum* (Norton 1992). Cette dispersion longue distance permet, par exemple, à *Macrocystis pyrifera* de recoloniser des sites détruits par des tempêtes (Gaines *et al.* 2007). Mais il faut garder à l'esprit que plus la distance de dispersion est grande plus elle dépend de la circulation océanique et du climat et surtout plus la chance qu'un fragment donne un individu viable est faible (Kusumo & Druehl 2000; Engelen *et al.* 2001).

La capacité de dispersion d'une espèce de macrophyte est généralement estimée à partir des caractéristiques morphologiques de l'espèce : si une espèce présente des aérocytes, alors il est admis que ses capacités de dispersions sont grandes. Si une espèce est dépourvue de ces organes de flottaison, alors il est admis que l'espèce présente de faibles capacités de dispersion. L'analyse moléculaire de la structure génétique des populations permet de vérifier cette corrélation et apporte de nombreuses informations sur la connectivité des populations. Les différents marqueurs moléculaires présentés précédemment ont ainsi permis de montrer que des espèces à faible capacité de dispersion comme *Sargassum polyceratum*, *Laminaria digitata* et *Fucus vesiculosus* présentent une forte structuration génétique (Engelen *et al.* 2001; Billot *et al.* 2003; Tatarenkov *et al.* 2007). Ces études montrent aussi que la structure des populations suit un modèle d'isolement par la distance. Au contraire, *Halidrys dioica* qui peut disperser sur de longues distances présente une faible structure de population (Lu & Williams 1994). Cependant cette corrélation n'est pas toujours vraie puisque Coleman & Brawley (2005a) ont montré que les populations de *F. spiralis* sont faiblement structurées malgré de faibles capacités de dispersion. Ces auteurs suggèrent que des phénomènes de dispersion à longue distance sont responsables de la faible structure des populations. Malgré des caractéristiques morphologiques ne permettant pas la flottaison de thalle seul chez *F. spiralis*, des radeaux formés d'autres espèces peuvent servir de vecteur de dispersion à *F. spiralis* (Coleman & Brawley 2005a). Aucune généralité ne peut être faite concernant la dispersion en se basant sur des caractéristiques morphologiques d'une espèce.

Depuis le développement des techniques moléculaires, de nombreuses études se sont intéressées aux algues brunes présentes dans les océans, mais très peu se sont intéressées aux espèces méditerranéennes.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

En Méditerranée, les principales espèces d'algues brunes sont représentées par le genre *Cystoseira*. Comme dans les océans, les *Cystoseira* doivent faire face à de fortes régressions des différentes espèces sur l'ensemble du bassin méditerranéen (Bellan-Santini 1963, 1968; Belsher 1977; Hoffman *et al.* 1988; Rodriguez-Prieto & Polo 1996; Soltan *et al.* 2001; Thibaut *et al.* 2005a). Ces espèces ont un rôle important dans les écosystèmes côtiers et offrent un habitat à de nombreuses espèces (Sauvageau 1912; Funk 1927; Rull Lluh & Gómez Garreta 1989; Ballesteros 1992; Ballesteros *et al.* 1998; Cheminee *et al.* 2011; Cheminée *et al.* 2013).

Cystoseira amentacea, dont la biologie a été décrite dans le chapitre 2, est une des espèces caractéristiques de l'horizon haut de l'étage infralittoral des zones battues. Comme d'autres espèces du genre *Cystoseira*, *C. amentacea* est une espèce longévive qui se développe lentement (Ballesteros *et al.* 2009). Malgré les pressions anthropiques, l'espèce est encore très abondante sur le littoral rocheux continental et corse (chapitre III). Cependant la distribution de l'espèce est interrompue par des constructions littorales (ports et marinas), les plages ainsi que par les kilomètres séparant le continent des îles dont la Corse. Cette fragmentation, naturelle ou anthropique, de son habitat, peut entraîner une rupture de la connectivité entre les populations, soumettant celles-ci à des phénomènes de dérive et de consanguinité accrus.

En effet cette espèce semble avoir de faibles capacités de dispersion : l'absence d'organe de flottaison, de type aérocyste, limite les possibilités de l'espèce à disperser sur des plus longues distances au gré des courants. Une étude sur le recrutement de *C. amentacea* a montré que de jeunes individus n'étaient pas trouvés au delà de 32 cm des individus parents (Mangialajo *et al.* 2012).

Une première analyse moléculaire a semblé confirmer ces faibles capacités. Après avoir testé par amplification croisée, sans succès, des marqueurs développés pour d'autres espèces d'algues brunes, Susini *et al.* (2007) ont réalisé une étude préliminaire de la structure de *C. amentacea* à partir de marqueurs RAPDs sur 54 individus. Cette étude a révélé une forte structure génétique intra et inter populations sur les 4 populations étudiées (2 à Port-Cros avec les îlots de Bagaud et de La Gabinière, Saint-Jean-Cap Ferrat et une population éloignée aux îles Lavezzi). La plupart de la variation génétique observée était observée au sein même de ces populations (71%). Par ailleurs les auteurs concluaient alors que ce résultat excluait une forte consanguinité au sein des populations ainsi que la probabilité d'une reproduction asexuée.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

Les RAPDs étant des marqueurs dominants, ils ne permettent pas une étude fine sur la connectivité des populations. C'est pourquoi des marqueurs microsatellites ont été développés pour *C. amentacea*. La présente étude est basée sur 6 des marqueurs microsatellites spécialement développés pour cette espèce (Robvieux *et al.* 2012). L'objectif est d'étudier la structuration génétique inter-populations et intra-populations à large échelle dans la région PACA et en Corse. D'après les caractéristiques morphologiques et l'étude préliminaire en RAPD, les résultats attendus sont une forte structuration au sein des petites populations isolées, un fort isolement génétique des populations.

VI.2 MATERIEL ET METHODES

VI.2.1 L'échantillonnage

Les échantillons ont été récoltés durant les printemps 2007, 2008 et 2009. Au total, 43 populations de *C. amentacea* ont été récoltées le long de la côte méditerranéenne française (Corse comprise) (Figure VI-1a et 1b et Tableau VI-1). Pour chacune des populations, une trentaine d'individus ont été échantillonnés tous les 1 m de distance afin d'éviter de récolter deux fois le même individu. La méthode d'échantillonnage utilisée était non destructive puisque seule l'extrémité (i.e. 2 à 5 cm) des individus était prélevée. Après l'échantillonnage, tous les individus ont été séchés puis stockés dans des tubes individuels avec du gel de silice.

Pour chaque population échantillonnée, le degré de fragmentation de la ceinture, noté D, était estimé. Cet indice varie de 1 à 4 avec 1 : petits patches isolés (<10 individus) ; 2 : patches moyens isolés (>10 individus) ; 3 : ceinture dense discontinue par endroit et 4 : ceinture continue. Un test RxC a été réalisé avec GENETPOP v.1.2 pour tester l'homogénéité de distribution des valeurs de cet indice entre la Corse et le continent (Raymond & Rousset 1995).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

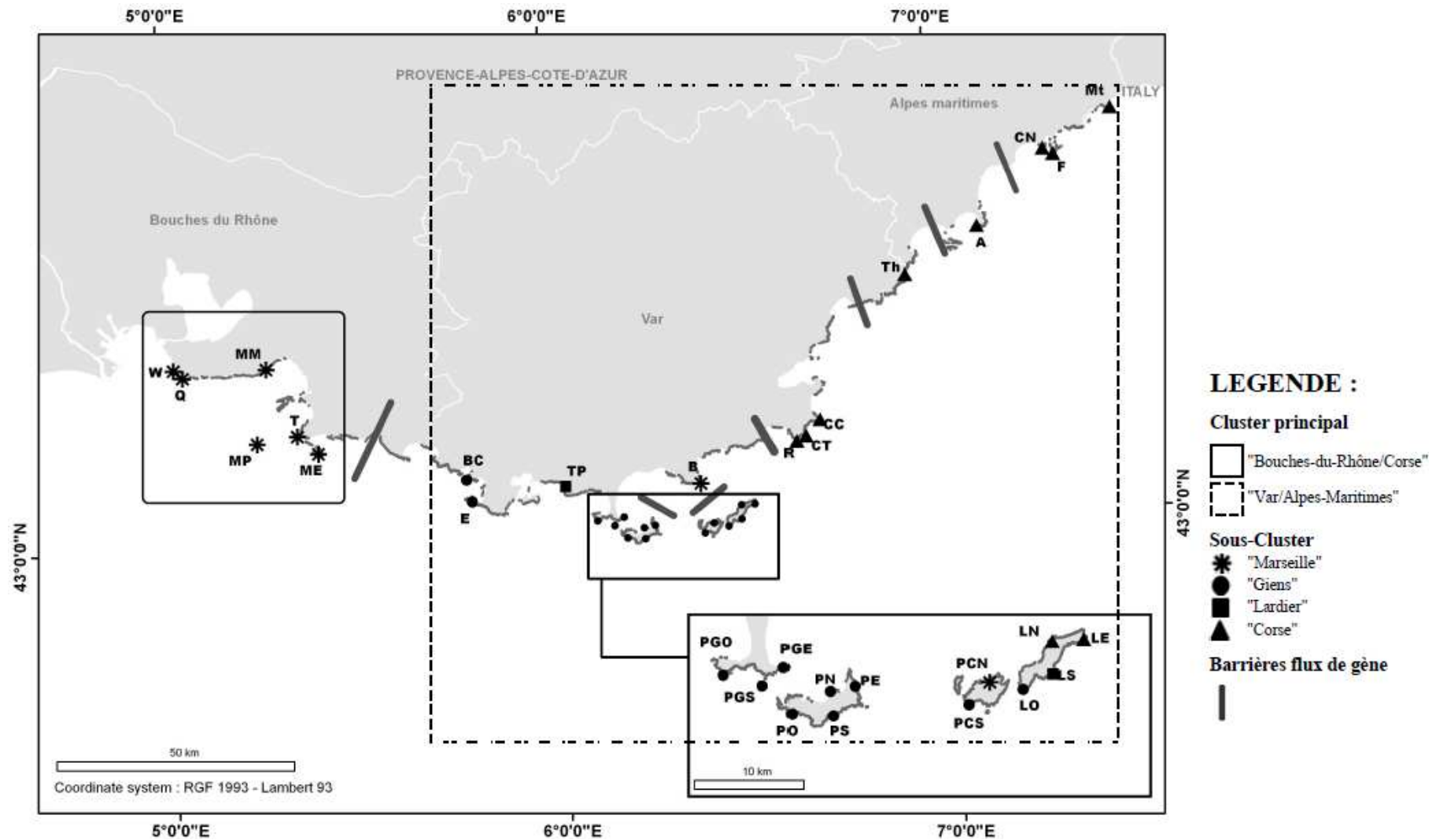


Figure VI-1a : Localisation des populations échantillonnées le long de la côte Méditerranéenne française continentale. Les grisés sur la côte représentent les zones peuplées par *C. amentacea*. Pour une meilleure lisibilité seules les initiales des populations sont affichées (les noms complets sont présentés dans le tableau VI-1).

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

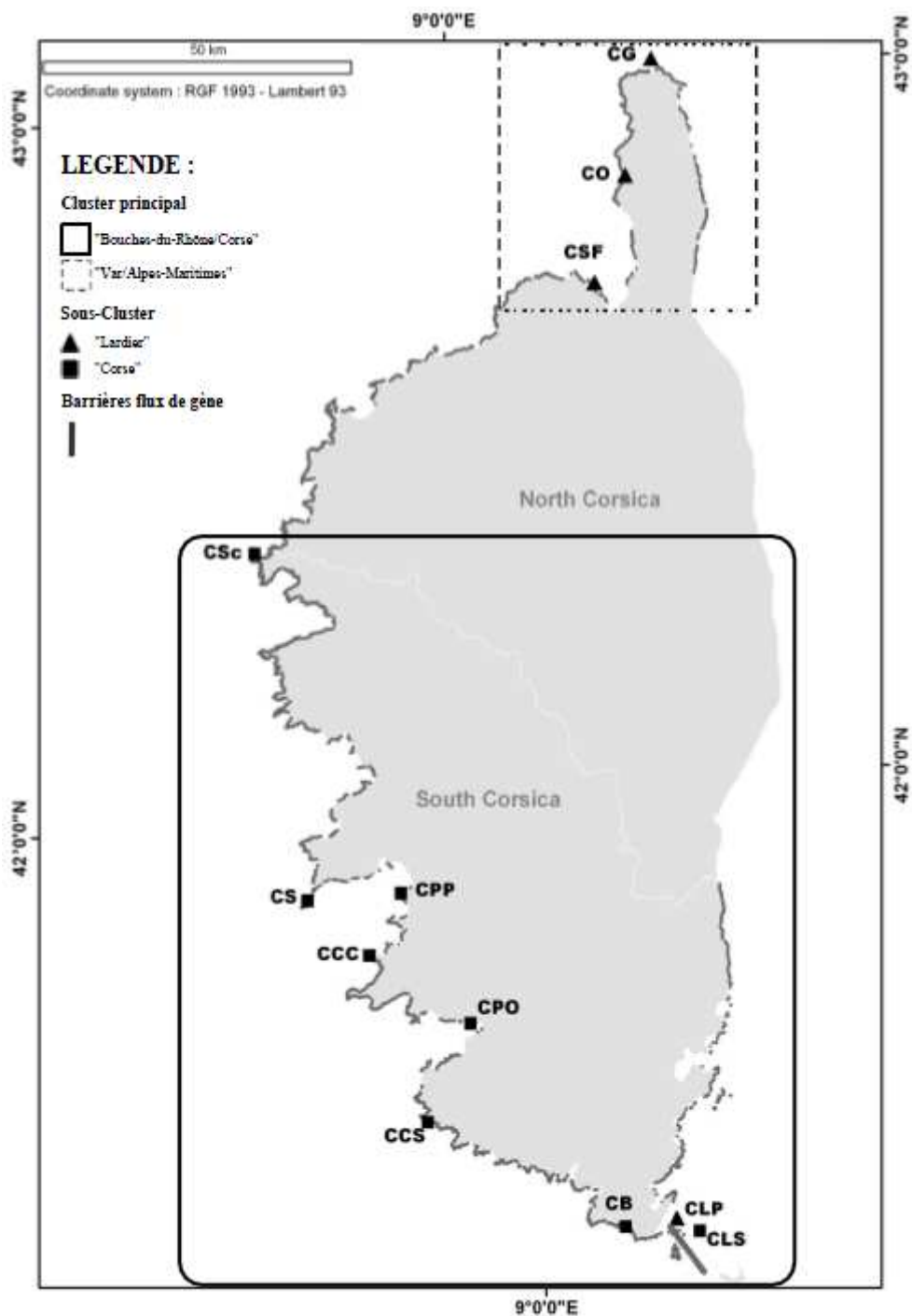


Figure VI-1b : Localisation des populations échantillonnées le long de la côte Méditerranéenne française corse. Les grisés sur la côte représentent les zones peuplées par *C. amentacea*. Pour une meilleure lisibilité seules les initiales des populations sont affichées (les noms complets sont présentés dans le tableau VI-1).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Tableau VI-1 : Populations échantillonnées d'ouest en est pour les populations continentales et du nord au sud pour les populations corses.

Populations continentales	Abrév.	Latitude	Longitude	N
Martigues	W	43°20'32.69"N	5° 1'8.04"E	30
Carro	Q	43°19'39.15"N	5° 2'30.67"E	28
Marseilles-Mejean	MM	43°20'21.83"N	5°15'35.42"E	34
Le Planier	MP	43°11'51.29"N	5°13'46.76"E	31
Tiboulén-le-Maire	T	43°12'36.39"N	5°20'4.38"E	30
Ile des Empereurs	ME	43°10'32.61"N	5°23'13.13"E	30
Bandol-la Cride	BC	43° 6'55.17"N	5°46'2.15"E	24
Ile des Embiez	E	43° 4'25.58"N	5°46'46.57"E	27
Toulon-Pradet	TP	43° 5'42.19"N	6° 1'19.45"E	24
Presqu'île de Giens Ouest	PGO	43° 1'38.75"N	6° 6'0.38"E	28
Presqu'île de Giens Sud	PGS	43° 1'1.25"N	6° 8'37.44"E	31
Presqu'île de Giens Est	PGE	43° 1'54.69"N	6°10'5.18"E	31
Porquerolles Ouest	PO	42°59'43.64"N	6°10'32.09"E	28
Porquerolles Nord	PN	43° 0'37.01"N	6°13'8.75"E	33
Porquerolles Sud	PS	42°59'23.99"N	6°13'16.68"E	26
Porquerolles Est	PE	43° 0'50.05"N	6°14'50.20"E	31
Port-Cros Sud	PCS	42°59'40.66"N	6°22'30.84"E	31
Port-Cros Nord	PCN	43° 0'44.90"N	6°23'58.92"E	29
Levant Ouest	LO	43° 0'19.56"N	6°26'14.42"E	29
Levant Nord	LN	43° 2'40.37"N	6°28'19.61"E	31
Levant Sud	LS	43° 1'2.35"N	6°28'17.90"E	29
Levant Est	LE	43° 2'42.44"N	6°30'27.90"E	31
Cap Nègre	B	43° 5'17.42"N	6°22'14.92"E	22
Cap Lardier	R	43° 9'26.63"N	6°37'14.05"E	30
Cap Taillat	CT	43°10'7.35"N	6°38'37.49"E	31
Cap Camarat	CC	43°11'53.23"N	6°40'55.71"E	31
Théoule	Th	43°27'45.90"N	6°55'21.45"E	30
Cap d'Antibes	A	43°32'52.24"N	7° 7'2.24"E	27
Cap de Nice	CN	43°41'9.85"N	7°18'0.16"E	29
Saint-Jean-Cap-Ferrat	F	43°40'27.65"N	7°19'36.61"E	30
Cap Martin	Mt	43°44'57.55"N	7°29'14.28"E	27
Populations corses	Abrév.	Latitude	Longitude	N
Giraglia	CG	43° 1'33.75"N	9°24'25.70"E	36
Cap Ouest	CCO	42°51'53.23"N	9°20'10.90"E	32
Saint-Florent	CSF	42°43'4.34"N	9°15'27.42"E	26
Scandola	CSc	42°22'36.29"N	8°32'45.58"E	27
Sanguinaires	CS	41°52'55.90"N	8°35'50.31"E	25
Pointe Porticcio	CPP	41°52'55.80"N	8°46'49.34"E	27
Cap Castagna	CCC	41°47'53.92"N	8°42'33.94"E	40
Pointe d'Olmetto	CPO	41°41'37.37"N	8°52'27.76"E	34
Cap Senetosa	CCS	41°33'22.51"N	8°47'49.72"E	42
Bonifacio	CB	41°23'7.66"N	9° 9'46.71"E	30
Lavezzi-Poragia	CLP	41°23'26.91"N	9°15'46.08"E	16
Lavezzi-Sperduto	CLS	41°22'11.75"N	9°18'18.60"E	21
N total				1259

Abrév. : abréviation ; N: nombre d'individus échantillonnés pour chaque population.

VI.2.2 Analyses moléculaires

VI.2.2.1 L'extraction d'ADN

L'extraction d'ADN a été réalisée sur 10 µg de matériel sec préalablement nettoyé de tout organisme épiphyte. L'ADN de l'ensemble des individus (1259 au total) a été extrait avec le DNeasy 96 Plant kit (Qiagen©). Après chaque extraction l'ADN total a été stocké dans des microtubes de 150µl, regroupés par populations et placés au congélateur à -20°C. Toutes les extractions ont été testées sur gel d'agarose à 2% avant les PCR.

VI.2.2.2 Polymerase Chain Reaction (PCR)

Parmi les 8 microsatellites développés pour cette espèce (Robvieux *et al.* 2012), les loci 20 et 34 ont montré des faiblesses i.e. des dédoublements de signaux et peu d'amplifications réussies, nous avons donc choisi les 6 microsatellites dont la lecture n'était pas ambiguë i.e. 27, 35, 24, 33, 51 et 58. De nouvelles mises au point permettront de réhabiliter les 2 marqueurs abandonnés ici.

Toutes les PCR ont été réalisées en utilisant le kit Type-it® Microsatellite PCR de Qiagen sur une machine PCR Mastercycler gradient Eppendorf®. Le volume réactionnel final de 25 µl était composé de 12.5 µl de Master mix, 2.5 µl du mix 10X primer avec 0.2 µM de chaque amorce (forward, reverse et forward marquée) (Tableau VI-2), 2.5 µl de solution Q, 5 µl d'eau et ~50 à 100 ng d'ADN.

Le cycle de chaque PCR s'est déroulé comme suit : 5 min à 95 °C, 30 cycles de 30 s à 95 °C, 1 min 30 s à 60 °C, 30 s à 72 °C, et pour finir 7 minutes à 72 °C. Les loci 24, 33, 51 et 58 ont été multiplexés alors que les 2 autres loci (27 et 35) ont été utilisés séparément.

Toutes les PCR ont été testées sur des gels d'agarose à 2% avant le génotypage.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Tableau VI-2 : Tableau récapitulatif des loci utilisés dans cette étude. Les loci 27 et 35 ont été utilisés indépendamment alors que les loci 24, 33, 51 et 58 ont été utilisés en multiplexage.

Loci	Numéro d'accès Genebank	Séquence (5'-3') des amorces	Motif
27	JN181245	F:TGTGTGTGTGCGTGTGTC R:TCCATGCTTCCTACTGTCTG	(C) ₉ (A) ₁₀ TGT(A) ₄
35	JN181248	F:AGCACCACGTCGAACCTAC R:GCGTGCGATGCTAGTAGAAAC	G(T) ₅ GTG(GCT) ₅
24	JN181244	F:GTGTGGTCCTTGCTTCGTC R:GCATGCTTGACAGCTCTGG	(AGC) ₇
33	JN181246	F:TAACATGCAGCAGGAGGGG R:ACAGGAACAGCGCGGTATG	(GA) ₁₅
51	JN181249	F:CGTGTTTGATCGTGACTGCG R:TTGGCTCTCTTCGTCGGG	(CA) ₁₁
58	JN181250	F:GCCCCAACTATGATTGTGCCG R:CGAAAGAGGCGGGATTG	(ACT) ₇

VI.2.2.3 Génotypage

Les amplifications positives ont été génotypées sur un séquenceur ABI 3130 en collaboration avec le laboratoire IMBE d'Aix-Marseille université. Un volume de 0.2 µl du standard de taille GeneScan™ 600 Liz® et 10 µl de formamide ont été ajoutés à chaque puits. L'analyse des données de génotypage a été réalisée avec le logiciel STRAND (Toonen & Hughes 2001).

VI.2.3 Analyse des données

VI.2.3.1 La diversité génétique

La présence d'allèles nuls a été testée avec le logiciel MICRO-CHECKER v2.2.3 (van Oosterhout *et al.* 2004).

Le déséquilibre de liaison a été testé sous ARLEQUIN v3.5 (Excoffier *et al.* 2005; Excoffier & Lischer 2010) avec 16000 permutations.

ARLEQUIN a aussi permis d'estimer la fréquence d'hétérozygotes observés (H_o) et attendus (H_e) ainsi que la richesse allélique (N_a). L'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg a aussi été mesuré à l'aide d'ARLEQUIN v3.5.

Les allèles privés ont été estimés en utilisant GENALEX 6.3 (Peakall & Smouse 2005). La richesse allélique a été estimée pour chaque population en se basant sur 9 individus avec le logiciel FSTAT v2.9.3.2 (Goudet 2001). L'indice de structure intra-population (F_{is}) et leurs p-values respectives ont été estimés pour chaque population avec le logiciel FSTAT v2.9.3.2 (Goudet 2001). La significativité du F_{is} global a été testée avec Multitest

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

v1.2 (Meeûs *et al.* 2009). Des tests de corrélation de spearman entre F_{is} et densité des populations ont été réalisés (Zar 2010). Les tests de corrélation de spearman La présence de génotypes multilocus identique a été testée avec le logiciel GENCLONE (Aranud-Haond & Belkhir 2007).

II.1.1.1 La structure génétique

Les F_{st} par paires de populations (PFst) ont été obtenus à l'aide du logiciel ARLEQUIN v3.5. Le logiciel STRUCTURE (Pritchard *et al.* 2000, 2009; Falush *et al.* 2003, 2007) a été utilisé afin d'évaluer le nombre de cluster (K) existant parmi les 43 populations de l'étude. Cette approche bayésienne permet d'assigner des individus dans différents groupes en se basant sur leur génotype. Toutes les analyses ont été réalisées dans STRUCTURE en admettant le modèle « d'admixture » ainsi que l'indépendance des fréquences alléliques entre les populations. La première partie de l'analyse s'est faite sur l'ensemble des populations en testant une valeur de K entre 1 et 43. Pour chaque valeur de K testée, 20 runs indépendants ont été menés avec 200000 itérations et une période de burn-in de 500000. Une fois le nombre de clusters trouvé pour l'ensemble des populations, nous nous sommes intéressés à la sous-structure au sein de chaque cluster. Pour l'étude de la « structure globale » et de la « sous-structure », le nombre de clusters a été identifié en utilisant STRUCTURE HARVESTER (Earl & vonHoldt 2012) qui utilise la méthode Evanno (Evanno *et al.* 2005).

Le logiciel STRUCTURE est basé sur des calculs qui supposent l'équilibre de Hardy-Weinberg. C'est pourquoi en parallèle, l'ensemble des données ont été analysées à l'aide du logiciel FLOCK 3.0 (Duchesne & Turgeon 2009, 2012). Ce logiciel n'est pas basé sur des échantillonnages MCMC mais sur des allocations répétées de génotypes dans des clusters. FLOCK ne suppose ni l'équilibre de Hardy-Weinberg ni l'indépendance des loci. Pour estimer K à l'aide de FLOCK suivant les recommandations des auteurs, il faut utiliser une suite pleine de valeurs de k à partir de 2 (exemple : 2, 3, 4, 5, 6) (P. Duschene communication personnelle), avec 50 runs de 20 itérations d'allocation par nombre de clusters testés. Après les 20 itérations, FLOCK calcule pour chaque run, le “log likelihood difference” (LLOD) pour chaque jeu de K clusters. Le LLOD correspond à la moyenne des différences entre les log likelihood d'attribution de chaque génotype dans les clusters. Le nombre de clusters optimum de chaque analyse a été estimé à partir des règles d'arrêt de FLOCK : soit, pour un K donné, un minimum de 6 runs sur les 50 convergent vers le même LLOD (et donc les mêmes clusters a priori) et ce K est le K optimal ; soit dans la

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

suite pleine de valeur de K, 4 K consécutifs mènent à des valeurs nulles de LLOD, et le K optimal est la valeur immédiatement inférieure à ces 4 K consécutifs. (Duchesne & Turgeon 2009, 2012). La valeur du LLOD peut être calculée par population ce qui permet d'identifier les populations n'appartenant pas clairement à un seul cluster.

Quand certaines populations n'étaient pas clairement assignées, elles ne permettaient pas d'atteindre les conditions d'arrêt et le logiciel ne pouvait pas définir de structure nette. C'est pourquoi, au cours de l'analyse, certaines populations ont été mises de côté. Ces dernières ont ensuite été réassignées aux différents clusters. Cette réassignation a été réalisée à l'aide du logiciel GENECLASS 2 et en utilisant la méthode basée sur les fréquences alléliques pour trouver les populations clairement attribuées à un cluster les plus proches de ces populations écartées (Paetkau *et al.* 1995; Piry *et al.* 2004).

Une analyse moléculaire de la variance (AMOVA) a aussi été réalisée avec ARLEQUIN en prenant en compte 4 niveaux de structure : entre individus, entre individus au sein des populations, entre populations au sein des groupes et entre groupes. Les groupes correspondent aux clusters identifiés dans STRUCTURE.

En se basant sur les fréquences alléliques, POPTREE 2 (Takezaki *et al.* 2010) a permis de créer une représentation graphique de la distance génétique de Nei existant entre les populations à l'aide de la méthode de Neighbor-Joining (1000 bootstraps) (Saitou & Nei 1987). La visualisation s'est faite à l'aide de MEGA 5 (Tamura *et al.* 2011).

Afin d'identifier les possibles barrières au flux de gènes, le logiciel BARRIER v2.2 a été utilisé (Manni *et al.* 2004). Les données utilisées dans BARRIER correspondent à 500 matrices carrées (bootstrap), chacune composée de 2 matrices triangulaires : une matrice de distances génétiques de Nei obtenue dans GENALEX et une matrice avec les coordonnées géographiques XY des populations. Ces coordonnées géographiques correspondent à la projection transverse Mercator dans Google Earth. La matrice de distance géographique est la même dans les 500 matrices carrées. Seule la matrice des distances génétiques change. Les 500 matrices de Nei ont été créées à partir d'une matrice des fréquences alléliques par population et locus obtenue dans Genalex v6 (Peakall & Smouse 2005) puis PHYLIP v3.6 (Felsenstein 1993) et adaptées pour BARRIER à l'aide d'un script dans R (ce script a été créé par Pierre Thiriet, en thèse au Laboratoire Ecomers). Ces 500 matrices permettent de tester la robustesse de chaque barrière identifiée par le logiciel. Le nombre de barrières initial a été fixé à 3 permettant ainsi de créer 4 clusters.

VI.2.3.2 Isolement par la distance (IBD)

L'isolement par la distance (IBD) a été développé par Wright (1943). Il définit ce phénomène comme « une diminution des chances de reproduction via le flux de gènes en fonction de l'augmentation de la distance séparant des individus ou des populations ». L'IBD a été évalué à l'aide d'un test de Mantel (15000 permutations) en utilisant le logiciel IBDWS v3.16 (Jensen *et al.* 2005) à partir d'une matrice de corrélation entre la matrice de distances génétiques $F_{st}/(1-F_{st})$ obtenue dans ARLEQUIN et une matrice de distances géographiques, en kilomètres, créée à partir des distances entre les populations mesurées dans Google Earth. La distance entre 2 populations correspond à la plus courte distance entre ces populations en longeant la côte (cap à cap) sans jamais traverser la terre. L'isolement par la distance a été testé pour l'ensemble des populations et au sein de chaque cluster.

VI.3 RESULTATS

VI.3.1 La diversité génétique

Le test du déséquilibre de liaison est négatif ($p\text{-value} > 0.05$ après une correction FDR) indiquant que les microsatellites utilisés sont indépendants. D'après MICRO-CHECKER, aucun phénomène d'« allele drop out » correspondant à la dominance des petits allèles, n'est présent dans nos données. Aucun locus ni aucune population ne présente d'allèles nuls systématiques.

Les différents paramètres de génétique des populations (nombre moyen d'allèles aux 6 loci (N_a), la richesse allélique (R_a), proportion d'allèles privés (P_a), hétérozygotie observée (H_o) et attendue (H_e), et indice de fixation (F_{is}) sont présentés dans le tableau VI-3. L'ensemble des données présentées ci-après sont une moyenne sur les 6 loci. Le détail locus par locus se trouve en annexe 2.1.

Le nombre d'allèles moyen (N_a) sur l'ensemble des populations et des loci est de 3.554, variant de 1.667 pour la population CB à 5 pour les populations CSc et PGS.

Le nombre d'allèles par locus varie de 5 (locus 24) à 21 (locus 27 et 35). Le nombre moyen d'allèles par locus pour toutes les populations varie de 1.744 pour le locus 24 à 4.86 pour le locus 27.

Seuls 35 individus de 12 populations possèdent des allèles privés. Sur l'ensemble des loci, la fréquence des allèles privés varie de 0.015 dans MM à 0.065 dans CLP.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Tous les loci sont polymorphes pour la majorité des populations et monomorphes pour les populations ci-après : le locus 35 (1 population: CB), le locus 24 (14 populations: Q, MM, T, ME, E, PGS, PE, CC, CG, CCO, CCC, CPO, CLP et CLS), le locus 33 (4 populations: CT, CS, CPP et CPO), le locus 51 (3 populations: CS, CCC and CB) et le locus 58 (2 populations: PGE et PCN).

La richesse allélique est semblable dans les différents clusters (ANOVA $F = 2.01$, 3 ddl $p=0.13$, voir Annexe 2.2) (c.f. VI.3.2).

Parmi les 43 populations analysées, la fréquence des hétérozygotes observés (H_o) varie de 0.167 (CB) à 0.547 (CN) avec une moyenne sur l'ensemble des populations et des loci de 0.34. La fréquence des hétérozygotes attendus (H_e) varie de 0.188 (CB) à 0.656 (PO), et la moyenne sur l'ensemble des loci et des populations est de 0.424. L'indice de structure intra-population (F_{is}) varie de 0 (CC) à 0.525 (BC). La moyenne globale des F_{is} de 0.197 est elle hautement significative ($p<0.001$ Multitest).

Trente populations ne sont pas à l'équilibre de Hardy-Weinberg (HWE) (Tableau VI-3). La proportion de population en déséquilibre est plus faible en Corse que sur le continent (4/12 en Corse et 27/31 sur le continent, $p<0.005$, test exact de Fisher). Par ailleurs, la distribution des densités de ceintures à chaque site est significativement différente entre la Corse et le continent (test $R \times C$, $p<0.05$). En Corse, les populations sont plus fragmentées que sur le continent. Ainsi, sur l'échantillon total, une corrélation positive et significative est observée entre les valeurs de F_{is} et la densité des ceintures où les individus ont été prélevés (coefficient de corrélation de Spearman $(r_s)_c = 0.35$, $p<0.05$, $N=43$). Cette corrélation globale est essentiellement due à celle observée en Corse (coefficient de corrélation de Spearman $(r_s)_c = 0.77$, $p<0.005$, $N=12$). Elle n'est pas significative pour les populations continentales (coefficient de corrélation de Spearman $(r_s)_c = -0.09_{ns}$, $N=31$).

Nous avons également testé l'occurrence de génotypes multilocus identiques avec GENECLONE (Arnaud-Haond & Belkhir 2007) (Annexe A2.4). Dans 13 populations ces occurrences ne peuvent être dues au hasard. Ceci devrait être considéré comme du la clonalité mais au vue de la biologie de l'espèce, nous interprétons ces occurrences comme des résultats d'autofécondation.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

Tableau VI-3 : Estimateurs de la diversité génétique des 43 populations de *C. amentacea*. Les populations sont classées en suivant la structure génétique obtenue à partir de STRUCTURE et FLOCK.

Cluster	Populations	Na	Ra	Pa	Ho	He	F_{is}	D
Cluster Bouches-du-Rhône/Corse	W	2,833	2,398	0	0,346	0,433	0,205***	4
	Q	2,667	2,472	0	0,309	0,410	0,249***	4
	MM	3,500	2,664	0,015	0,335	0,405	0,175***	1
	MP	4,167	3,287	0	0,384	0,478	0,199***	4
	T	4,000	3,104	0,034	0,340	0,405	0,163***	4
	ME	4,000	3,171	0	0,353	0,450	0,219***	3
	PCN	2,667	2,398	0	0,313	0,360	0,134***	4
	B	3,500	3,031	0	0,320	0,447	0,289***	4
	TP	3,833	2,968	0	0,282	0,448	0,377***	2
	LS	3,667	2,951	0	0,360	0,435	0,175***	2
	CSc	5,000	4,098	0	0,429	0,548	0,220***	4
	CS	2,667	2,203	0,040	0,253	0,300	0,159 ns	4
	CPP	2,833	2,342	0,019	0,306	0,313	0,022 ns	2
	CCC	3,000	2,407	0	0,382	0,396	0,035 ns	3
	CCS	3,500	2,909	0	0,437	0,471	0,074 ns	2
	CPO	2,833	2,314	0	0,189	0,287	0,344***	4
	CB	1,667	1,651	0	0,167	0,188	0,113 ns	3
	CLS	3,167	2,725	0,024	0,386	0,400	0,036 ns	1
Cluster Var/Alpes-Maritimes	BC	3,167	2,704	0	0,214	0,445	0,525***	4
	E	2,500	2,386	0	0,357	0,429	0,171***	4
	PGO	4,333	3,376	0	0,404	0,467	0,137***	4
	PGS	5,000	3,831	0	0,381	0,518	0,269***	4
	PGE	2,667	2,383	0	0,304	0,377	0,198***	4
	PO	4,833	4,027	0	0,519	0,656	0,212***	4
	PN	4,667	3,643	0	0,296	0,515	0,429***	4
	PS	4,000	2,889	0,038	0,310	0,363	0,150***	4
	PE	3,167	2,702	0	0,325	0,430	0,248***	4
	PCS	5,167	4,022	0	0,472	0,587	0,198***	4
	LO	4,833	3,644	0,019	0,403	0,513	0,218***	4
	LN	3,000	2,557	0	0,343	0,409	0,165***	3
	LE	4,333	3,393	0	0,293	0,468	0,378***	3
	R	3,667	3,067	0	0,337	0,494	0,323***	4
	CT	2,833	2,363	0	0,253	0,341	0,262***	4
	CC	2,500	1,920	0	0,225	0,227	0,007 ns	4
	Th	4,833	3,688	0,016	0,420	0,518	0,191***	4
	A	3,333	3,069	0,037	0,483	0,506	0,045 ns	4

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Cluster	Populations	Na	Ra	Pa	Ho	He	F_{is}	D
Cluster Var/ Alpes- Maritimes	CN	4,833	2,777	0,017	0,547	0,567	0,040 ns	4
	F	3,500	3,724	0,052	0,379	0,406	0,056 ns	4
	Mt	3,333	2,924	0	0,233	0,417	0,448***	4
	CG	3,833	2,913	0	0,385	0,444	0,136***	3
	CCO	3,500	2,668	0	0,364	0,384	0,053 ns	2
	CSF	2,667	2,080	0	0,185	0,268	0,322***	4
	CLP	2,833	2,560	0,065	0,284	0,312	0,091 ns	1
Moyenne globale		3,55	2,89		0,340	0,424	0,197***	

Na: nombre moyen d'allèles par population par locus; Ra : richesse allélique moyenne par population sur une base de 9 individus ; Pa: fréquence moyenne des allèles privés pour tous les loci; Ho: hétérozygotie observée; He: hétérozygotie attendue ; F_{is} : indice montrant le déficit en hétérozygote par rapport à l'attendu de Hardy-Weinberg au sein d'une population. Les significativités des écarts à l'équilibre de Hardy Weinberg (HWE) (après correction FDR) sont illustrées par : *: $P < 0.05$; **: $P\text{-value} < 0.01$; ***: $P\text{-value} < 0.001$; ns: non-significatif ; D : densité des ceintures de 1 (patch isolé), 2 (ceinture très discontinue), 3 (ceinture faiblement discontinue) et 4 (ceinture dense sur plusieurs mètres).

VI.3.2 La structure génétique des populations

VI.3.2.1 Structure globale de l'échantillonnage

L'analyse de la structure génétique des populations révèle une différenciation significative entre toutes les populations. Le F_{st} moyen global est de 0.36 ($p < 0.001$). Les F_{st} par paire de populations varient de 0.05 ($p < 0.001$) entre CN et Mt et 0.65 ($p < 0.001$) entre CC et CB. La matrice n'est pas présentée ici car elle est trop grande. Les valeurs de la distance de Nei non biaisée varient entre 0.077 entre Q et MP et 1.611 entre A et PCN. Pour la même raison que les F_{st} , la matrice ne peut pas être présentée ici.

VI.3.2.1.1 Identification des clusters principaux

Les analyses réalisées avec les logiciels STRUCTURE et FLOCK (Figure VI-2) montrent que les 43 populations sont réparties en 2 clusters : « Bouches-du-Rhône/Corse » et « Var/Alpes-Maritimes ».

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

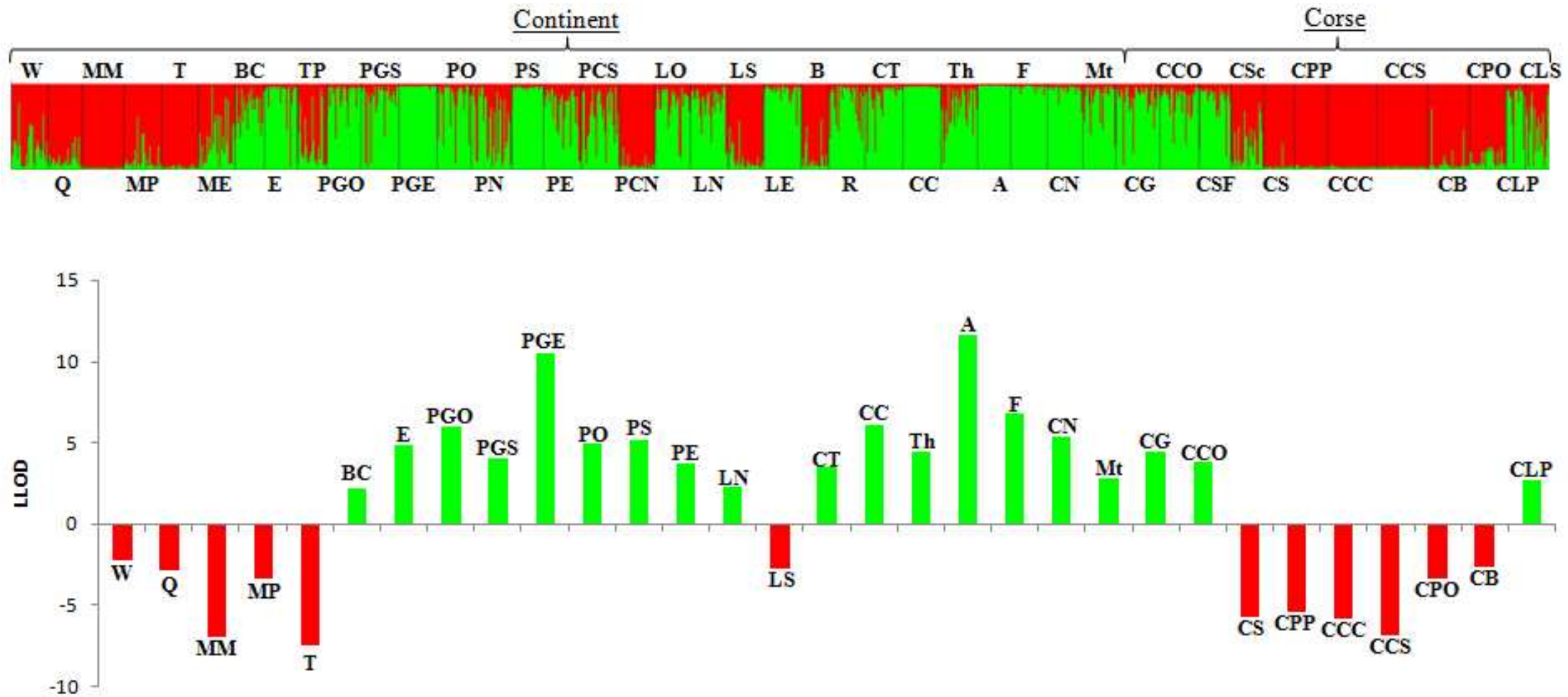


Figure VI-2 : Résultats de l'analyse bayésienne réalisée avec STRUCTURE (en haut) et FLOCK (en bas). LLOD = log likelihood difference. La structure générale a été analysée sur l'ensemble des populations de K=1 à K=43, pour STRUCTURE et avec une suite K=2..18 pour FLOCK. Les graphiques représentent ici K=2 : « Bouches-du-Rhône/Corse » en rouge et « Var/Alpes-Maritimes » en vert. Les populations sont indiquées d'ouest en est pour les populations du continent et du nord au sud pour les populations corses. Pour des raisons de lisibilité, seules les abréviations des populations sont notées. Voir le tableau VI-1 pour les correspondances avec les noms complets.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Douze populations ont été retirées pour réaliser l'analyse globale sur FLOCK : ME, TP, PCN, PCS, PN, LE, LO, B, R, CSF, CSc, CLS, car ces populations n'étant assignée clairement à aucun cluster, elles ne permettaient pas de trouver le K optimum. La réassignation dans les clusters de ces 12 populations a été réalisée avec GENECLASS 2. Les populations étant très différentes entre elles, elles sont principalement réassignées à elles-mêmes. Nous avons donc cherché la population autre ayant la plus forte probabilité moyenne de réassignation sur l'ensemble des individus, probabilité qui s'est révélée faible de 0.03% à 28.7%. Cependant la majorité des réassignations est cohérente avec les clusters obtenus dans STRUCTURE. Seules PCN, B et CLS ont mal été réappropriées (Tableau VI-4).

Tableau VI-4 : Tableau récapitulatif des réassignations obtenues dans GENECLASS 2.

Population enlevée	Population d'assignation	% d'assignation
ME	MP	8.7
PCN	PO	1.1
B	CN	0.03
TP	PO	14.2
CSc	CPP	3.1
CLS	CLP	10.6
PN	PGO	5.9
PCS	PGO	5.9
LO	PO	13.3
LE	PO & CG	11.7 & 11.7
R	LN	8.7
CSF	CCO	28.7

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

VI.3.2.1.2 AMOVA

Les résultats de l'AMOVA (Tableau VI-5) nous indiquent que la structure génétique des échantillons est principalement due aux différences existant au sein des populations (64.01%). Ce résultat est cohérent avec les forts F_{is} obtenus dans l'analyse de diversité. Seule 8.61% de la structure est expliquée par les clusters (« Bouches-du-Rhône/Corse » et « Var/Alpes-Maritimes »). Malgré la faible part due aux clusters, ce résultat est néanmoins significatif. Le F_{st} global est de 0.36 ($p < 0.001$), ce qui correspond à une forte structuration inter populations. Au sein des clusters, la structuration des populations (F_{sc}) est de 0.3 ($p < 0.001$) et enfin la structuration entre cluster (F_{ct}) est de 0.09 ($p < 0.001$).

Tableau VI-5 : Résultat de l'analyse moléculaire de la variance (AMOVA).

Source de variation	Somme des carrés	Composants de la variance	% de la variation
Inter-cluster	382.05	0.16***	8.61
Intra- cluster Inter- populations	1176.45	0.50***	27.38
Intra- populations	2872.87	1.16***	64.01
Total	4431.37	2,02	

VI.3.2.1.3 L'isolement par la distance (IBD)

Le test de l'isolement par la distance effectué sur l'ensemble des données, soit sur une distance de 420 km, montre une corrélation entre les distances génétiques et géographiques (Figure VI-3). Comme l'échantillonnage global est composé de populations corses et continentales, nous avons testé l'isolement par la distance sans les populations corses. L'IBD est alors non significatif ($p=0.13$).

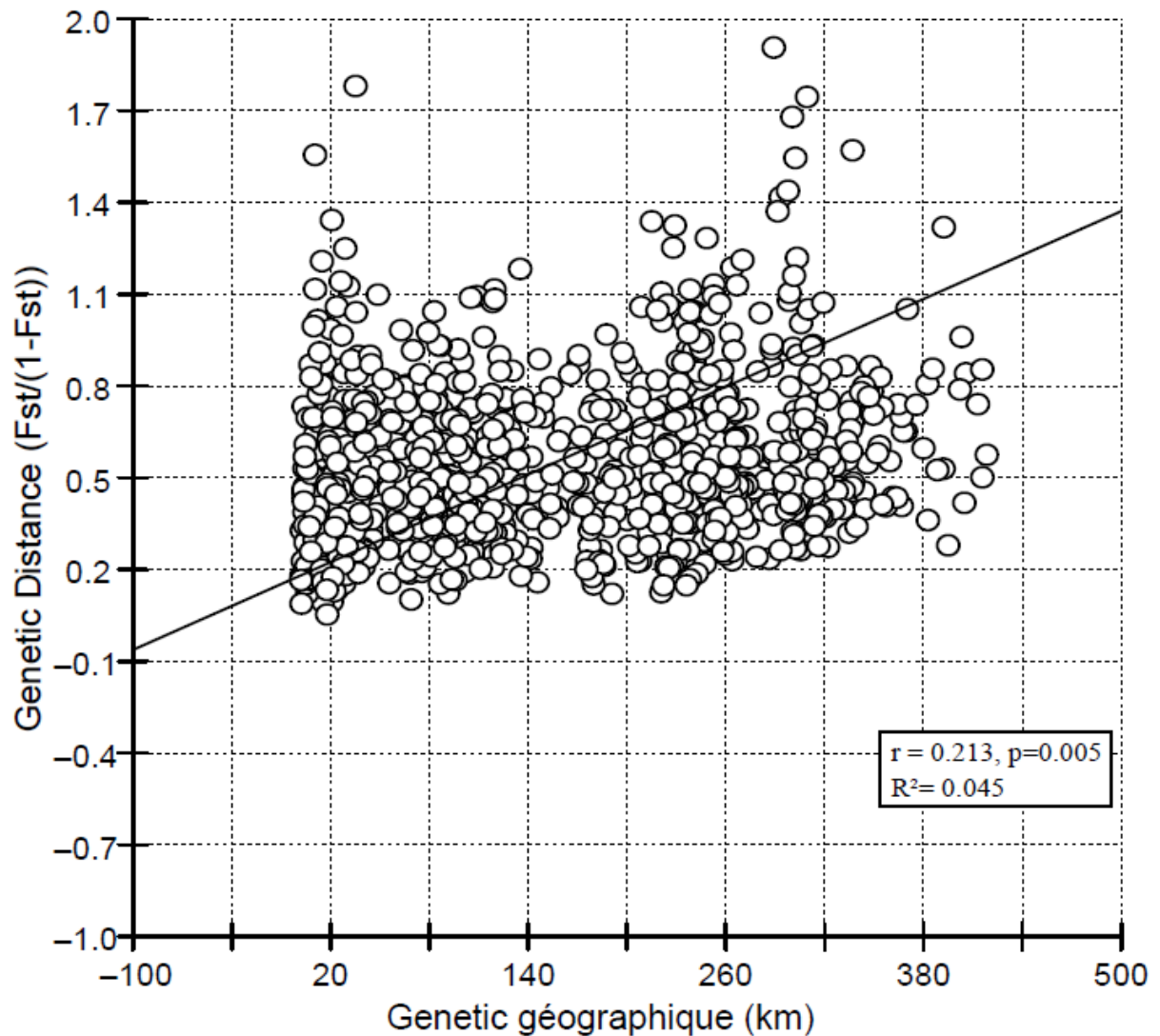


Figure VI-3 : Représentation graphique de l'isolement par la distance sur l'ensemble des populations. Graphique réalisé avec 15000 randomisations sur IBDWS. La distance génétique correspond à la matrice $F_{st}/(1-F_{st})$ obtenue par ARLEQUIN. La distance géographique est en kilomètres.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

VI.3.2.2 Structure de chacun des clusters

Les analyses réalisées sur l'ensemble des données montrent que les populations sont, dans un premier temps, séparées en deux groupes distincts qui seront appelés « Bouches-du-Rhône/ Corse » et « Var/Alpes-Maritimes ». Or, les F_{st} moyens au sein de ces deux clusters sont significatifs et élevés (respectivement de 0.257 et 0.285).

VI.3.2.2.1 Analyse STRUCTURE et FLOCK

Comme les F_{st} montrent une forte structuration au sein de chacun des clusters, une analyse de la structure de chacun de ces clusters a été réalisée comme précédemment, et révèle que chaque cluster est composé de deux sous-clusters. Le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » est composé d'un sous-cluster nommé arbitrairement « Marseille » et d'un autre appelé « Corse ». Le cluster « Var/Alpes-Maritimes » est quant à lui composé d'un sous-cluster que nous avons dénommé « Giens » et d'un autre nommé « Lardier ». Toutefois ces clusters n'ont pas une base géographique aussi clairement délimité que leur dénomination pourrait le laisser penser. Les résultats de sous-structuration sont présentés dans les Figures VI-4a, VI-4b.

Cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » ; K = 2

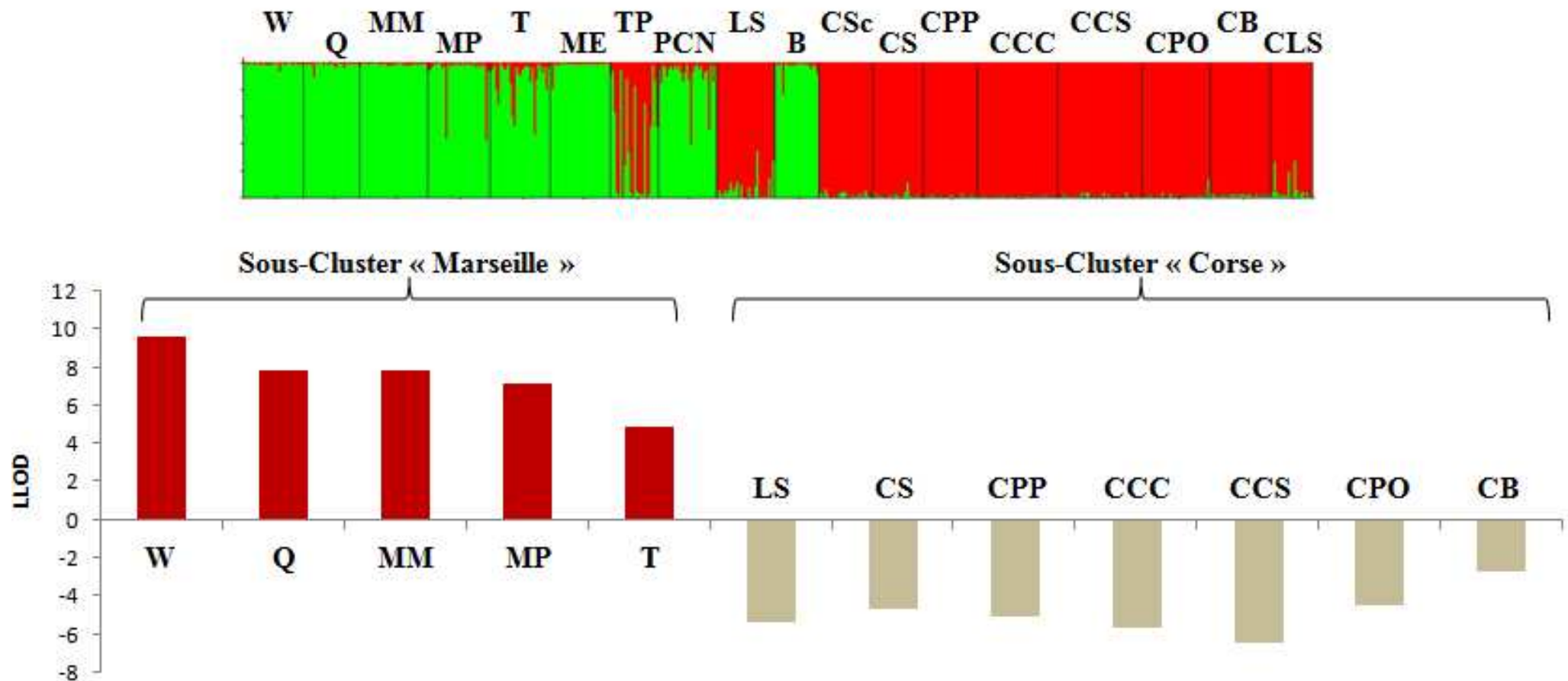


Figure VI-4a : Sous-structure du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » obtenue avec STRUCTURE (en haut) et FLOCK (en bas). Le sous-cluster « Marseille » est en vert et le sous-cluster « Corse » en rouge dans STRUCTURE.

Cluster « Var/Alpes-Maritimes » ; K = 2

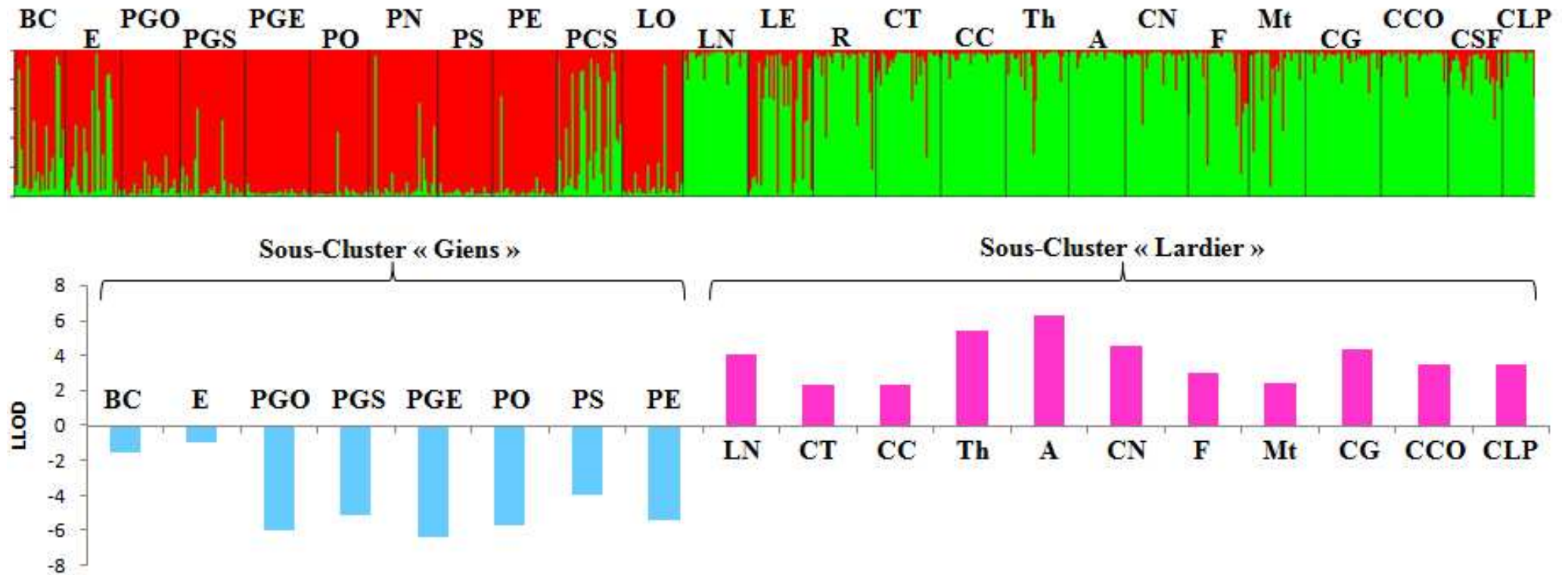


Figure VI-4b : Sous-structure du cluster « Var/Alpes-Maritimes» obtenue avec STRUCTURE (en haut) et FLOCK (en bas). Le sous-cluster « Giens » est en rouge et le sous-cluster « Lardier » en vert dans STRUCTURE.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

L'arbre en Neighbour-Joining obtenu avec POPTREE 2 est comparable à la structure obtenue après deux analyses successives sur STRUCTURE et sur FLOCK, arrivant à $K=4$. Quarante neuf pour cent des bootstraps confirment le cluster de « Marseille », 22% celui de « Corse » et moins de 20% les clusters « Lardier » et « Giens ». Ces 3 derniers clusters ne présentent pas de fortes valeurs de bootstrap alors que ces clades sont cohérents avec les résultats STRUCTURE et FLOCK. Certaines populations ne sont pas regroupées dans l'arbre au sein de leur cluster. Ainsi PCN et B qui forment un clade fort (bootstrap de 51%), sont, dans POPTREE, assignées au cluster « Giens » alors que STRUCTURE les assigne au cluster « Marseille ». CLP et CLS sont fortement regroupées dans l'arbre (bootstrap de 75%) alors qu'elles appartiennent à deux clusters différents « Lardier » et « Corse » respectivement. L'arbre de Nei semble plus respecter la géographie puisque ces populations qui ne sont plus dans leur cluster, sont regroupées avec des populations géographiquement proches. Ainsi dans l'arbre, les populations du Var TP et LS sont regroupées avec les populations du sous-cluster « Giens » alors que STRUCTURE, les assigne dans le même sous-cluster « Corse » (Figure VI-5). Il est intéressant de noter qu'il avait fallu exclure des analyses FLOCK la majorité des populations placées dans l'arbre hors de leur cluster. Leur assignation par GENECLASS dans des clusters reposait sur des probabilités faibles.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

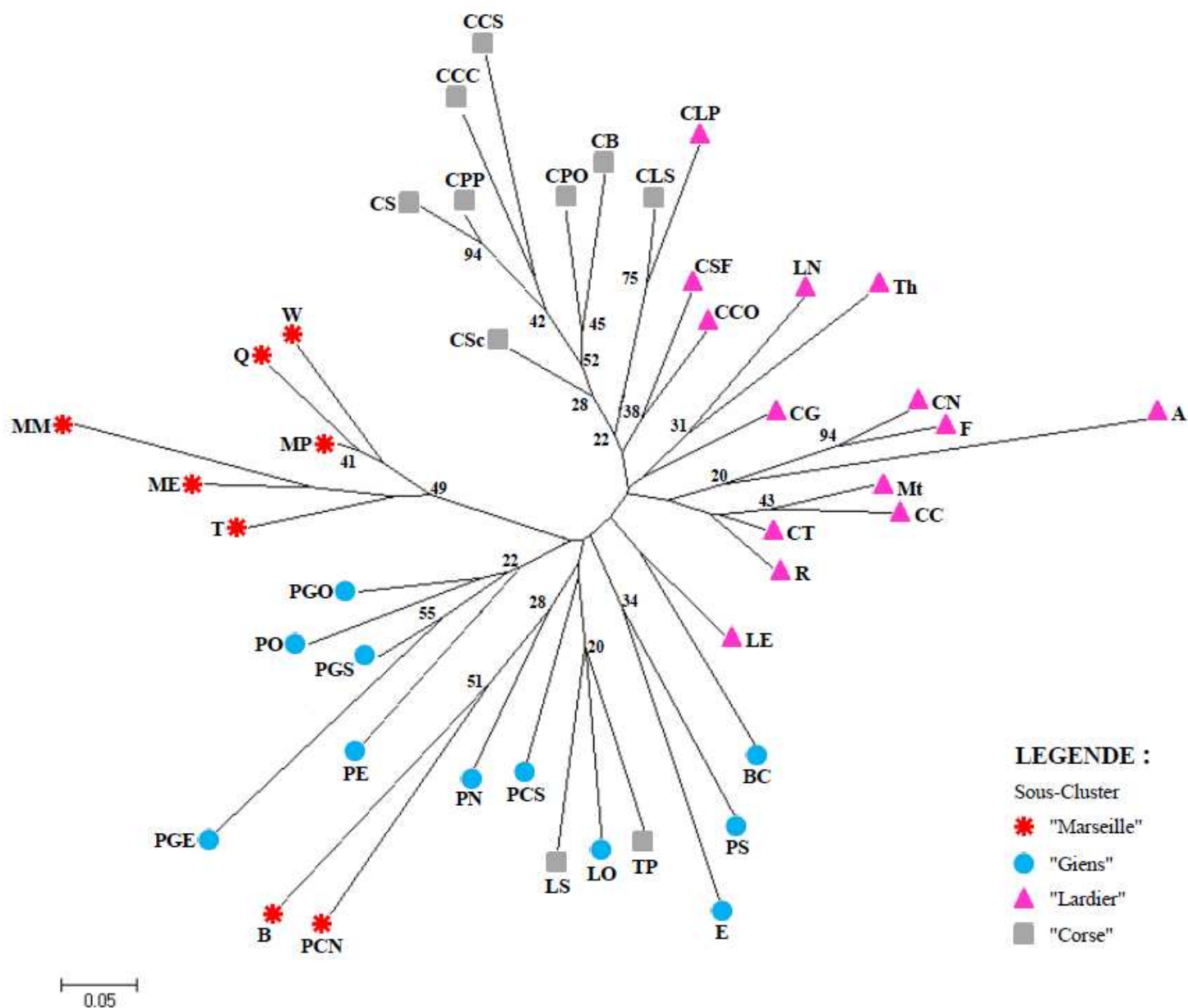


Figure VI-5 : Représentation graphique, sous forme radiaire, de la distance génétique existant entre les populations. Seules les valeurs de bootstrap supérieure à 20% sont indiquées ici.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

VI.3.2.2.2 AMOVA

Les AMOVA (Tableau VI-6a et 6b) réalisées au sein de chaque cluster montrent encore une fois que le niveau de structuration le plus important est le niveau « Intra-population », il représente 61% de la variation totale du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » et 67.5% de la variation totale du cluster « Var/Alpes-Maritimes ». Ce résultat est cohérent avec la forte structuration observée dans la plupart des populations : $F_{st}=0.39$ ($p<0.001$) pour le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » et $F_{st}=0.32$ ($p<0.001$) pour le cluster « Var/Alpes-Maritimes ». Le second niveau plus important est « Intra-cluster, Inter-population », avec près de 30% de la variabilité totale dans les deux clusters.

Tableau VI-6a : AMOVA réalisée pour le cluster « Bouches-du-Rhône/ Corse »

Source de variation	Somme des carrés	Composants de la variance	% variation
Inter-groupes	132.64	0.19***	10.34
Intra-groupes, Inter-population	513.86	0.52***	28.63
Intra-population	1173.42	1.12***	61.03

Tableau VI-6b : AMOVA réalisée pour le cluster « Var/Alpes-Maritimes »

Source de variation	Somme des carrés	Composants de la variance	% variation
Inter-groupes	86.58	0.08***	4.61
Intra-groupes, Inter-population	658.47	0.47***	27.12
Intra-population	1699.44	1.19***	68.27

VI.3.2.2.3 Isolement par la distance

L'isolement par la distance a été testé pour chacun des clusters. Une corrélation, positive et significative, entre distance géographique et distance génétique, existe au sein du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » mais n'est pas significative au sein du cluster « Var/Alpes-Maritimes » (Figure VI-6).

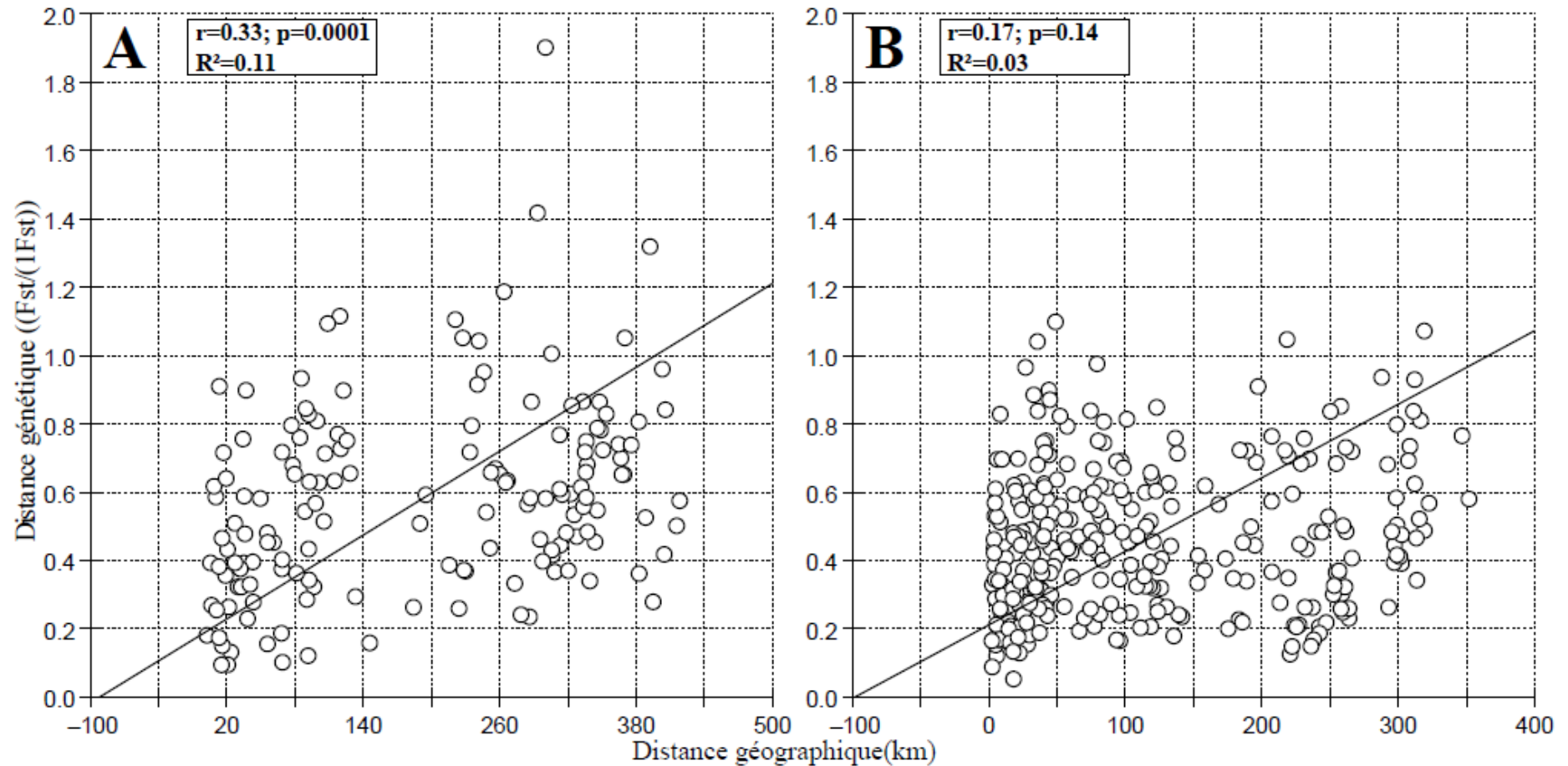


Figure VI-6 : Représentation graphique de l'isolement par la distance sur le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » (à gauche) et le cluster « Var-Alpes-Maritimes » (à droite). Graphique réalisé avec 15000 randomisations sur IBDWS. La distance génétique correspond à matrice $F_{st}/(1-F_{st})$ obtenue par ARLEQUIN. La distance géographique est en kilomètres.

VI.3.3 Structuration interne des sous-clusters « Marseille », « Corse », « Giens » et « Lardier »

VI.3.3.1 STRUCTURE et FLOCK

Dans l'analyse précédente nous avons vu que chacun des clusters étaient composés de 2 sous-clusters : « Marseille » et « Corse » pour le cluster « Bouches-du-Rhône /Corse» et « Giens » et « Lardier » pour le cluster « Var/Alpes-Maritimes ».

La comparaison entre STRUCTURE et FLOCK est possible au niveau des clusters « Bouches-du-Rhône/ Corse » et « Var/Alpes-Maritimes » mais elle devient plus délicate quand on analyse chacun des « sous-clusters » parce qu'ils contiennent moins de populations et l'exclusion de certaines pour FLOCK empêche la comparaison à cette échelle. C'est pourquoi les analyses STRUCTURE et FLOCK seront présentées séparément dans ce paragraphe pour chacun des sous-clusters « Marseille » et « Corse » (Figure VI-7a et 7b) et « Giens » et « Lardier » (Figure VI-8a et 8b). En plus des 11 populations retirées des analyses FLOCK depuis le niveau global, il a fallu exclure la population PGS pour l'analyse du sous-cluster « Giens ». Cette population a ensuite été réassignée par GENECLASS à PO (probabilité moyenne de réassignation de 10.0%) qui appartient au même cluster « Giens ».

La délimitation entre les populations de la rade de Marseille (sens large) et les populations de Port-Cros Nord et Brégançon est très nette dans STRUCTURE. Ainsi le sous-cluster « Marseille » est composé de deux sous-clusters bien délimités. Le sous-cluster « Corse » est composé lui-même de quatre sous clusters. Le sous-cluster « Giens » principalement composé d'îles est sous-structuré en cinq clusters (pour 11 populations). L'analyse FLOCK est dans l'ensemble cohérente avec celle de STRUCTURE. Enfin, le sous-cluster « Lardier » est composé de deux sous-clusters dans STRUCTURE et de six dans FLOCK.

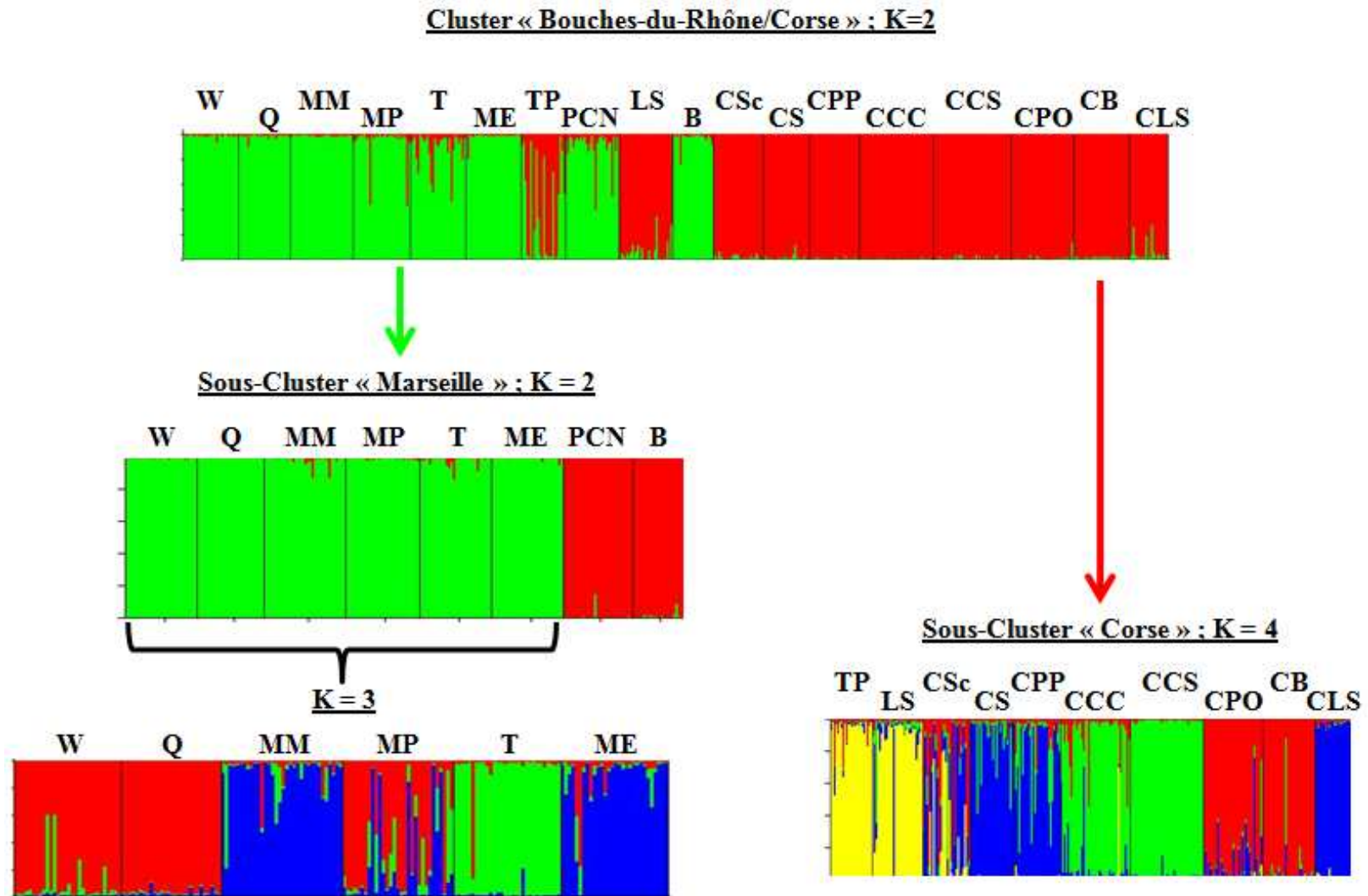


Figure VI-7a : Structure du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » (en haut), des sous-clusters « Marseille » et « Corse » (au centre) et des populations marseillaises (*sensu stricto*) (en bas) obtenus avec STRUCTURE.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

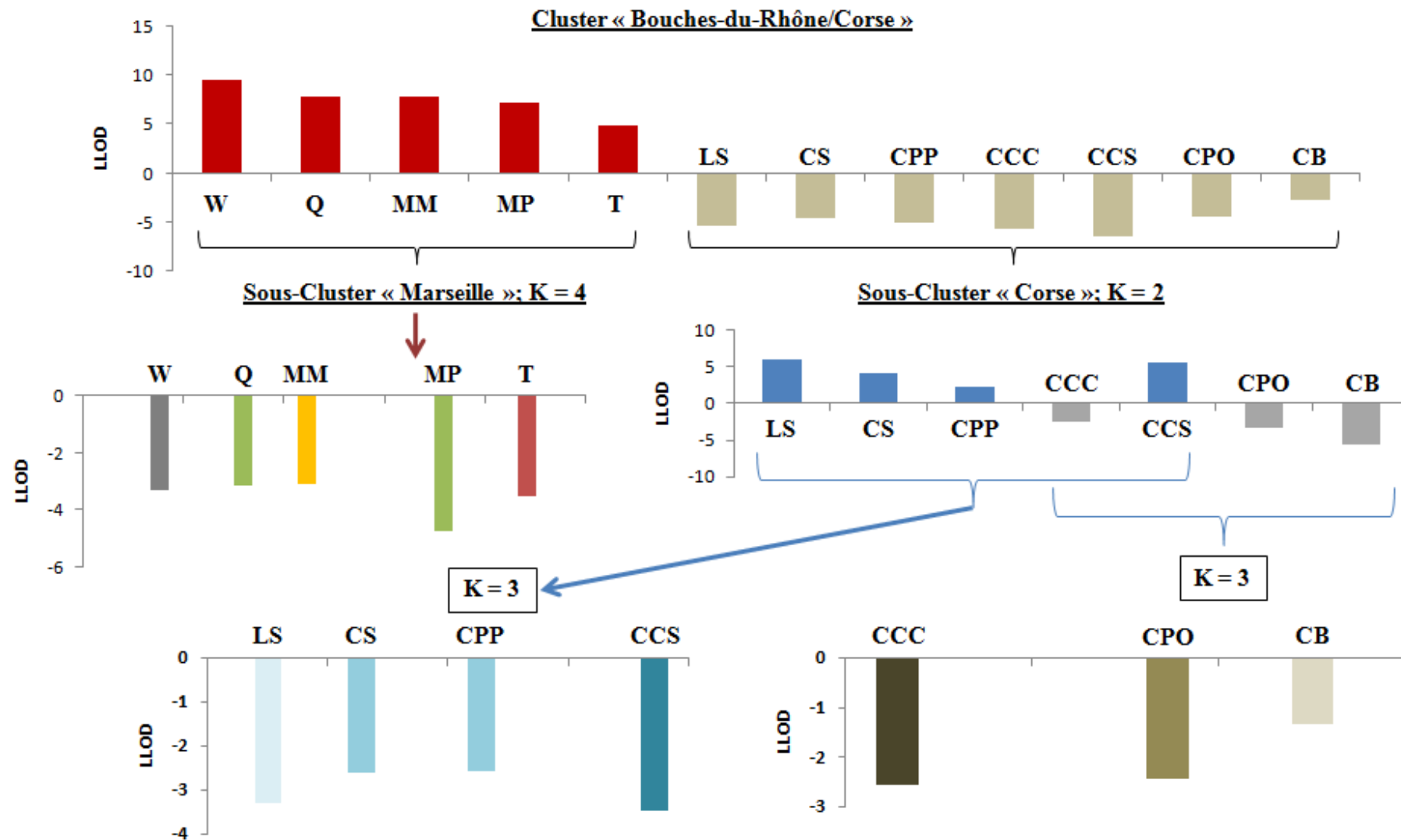
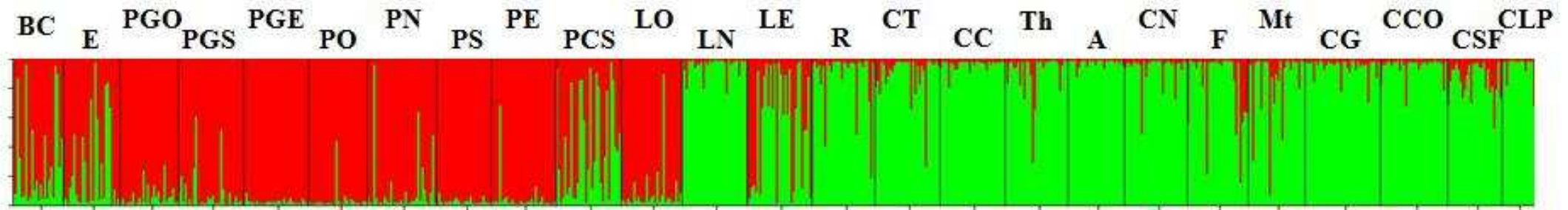
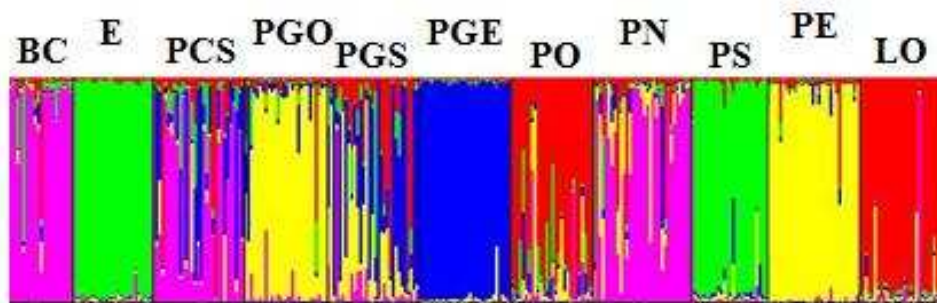


Figure VI-7b : Structure du cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » (en haut), des sous-clusters « Marseille » et « Corse » (au centre) et sous-structure du cluster « corse » (en bas) obtenus avec FLOCK.

Cluster « Var/Alpes-Maritimes » ; K=2



Sous-Cluster « Giens » ; K=5



Sous-Cluster « Lardier » ; K=2

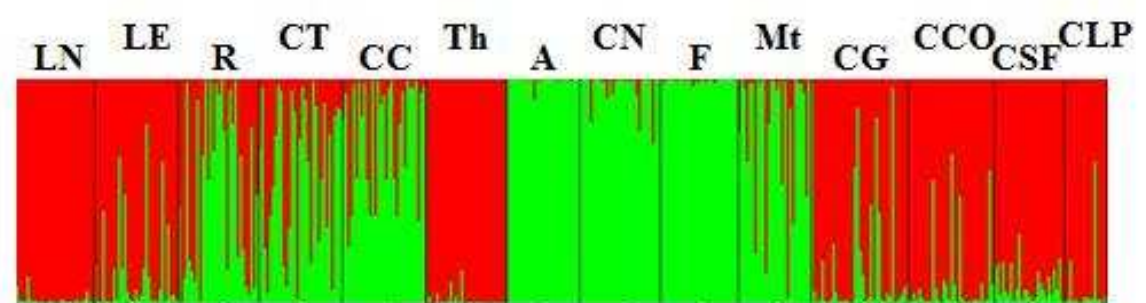


Figure VI-8a : Structure du cluster « Var/Alpes-Maritimes » (en haut), des sous-clusters « Giens » et « Lardier » (en bas) obtenus avec STRUCTURE.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

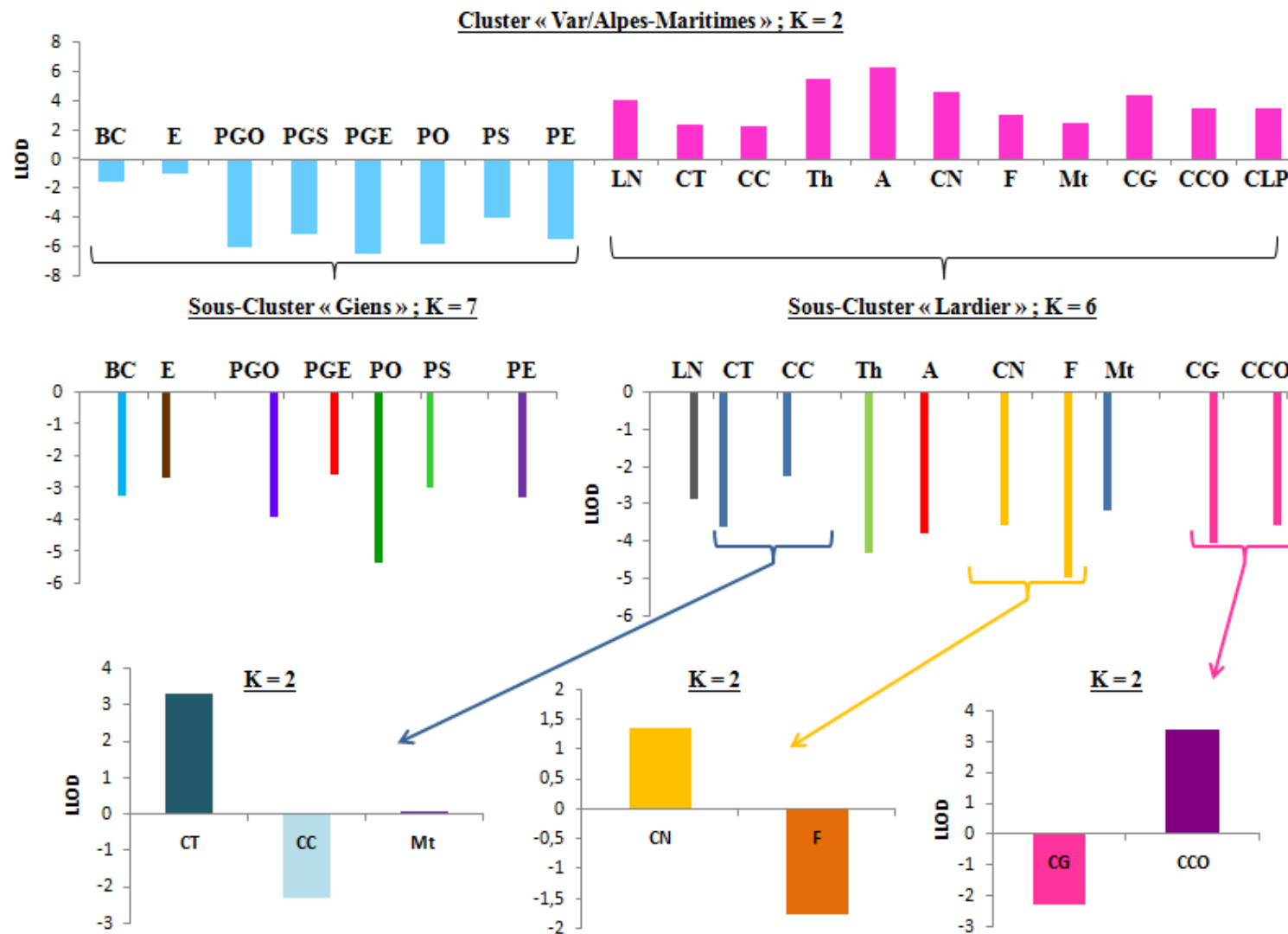


Figure VI-8b : Structure du cluster « Var/Alpes-Maritimes » (en haut), des sous-clusters « Giens » et « Lardier » (au centre) et sous-structure du cluster « Lardier » obtenus avec FLOCK.

VI.3.3.2 Isolement par la distance

L'isolement par la distance (IBD) a ensuite été testé sur les 4 sous-clusters individuellement (Figure VI-9). Le seul où la corrélation entre la distance génétique ($F_{st}/(1-F_{st})$) et la distance géographique (en km) est significative ($p\text{-value} < 0.05$) est le sous-cluster « Marseille ». Il y a donc de l'isolement par la distance au sein de ce sous-cluster avec 71% de la variance génétique expliquée par la distance géographique. Ce sous-cluster est composé de populations proches regroupées au niveau de la baie de Marseille et de deux populations plus éloignées (122.58 km) PCN et B. L'IBD n'est cependant plus significatif quand ces populations éloignées sont enlevées de l'analyse. Ce même test a été fait sur « Giens » en enlevant les populations BC et E également très éloignées du reste des populations du sous-cluster. Le signal d'IBD est alors perdu ($p\text{-value} > 0.05$).

Pour les sous-clusters « Giens », « Lardier » et « Corse » en revanche, la corrélation n'est pas significative ($p\text{-value} > 0.05$). L'isolement par la distance a aussi été testé dans ces sous-clusters en enlevant les populations les plus extrêmes : BC & E pour « Giens », les populations corses (CG, CCO, CSF et CLP) pour « Lardier » et les populations continentales (TP et LS) pour « Corse ». Aucun isolement par la distance n'a été détecté après avoir exclu ces populations pour les trois sous-clusters.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

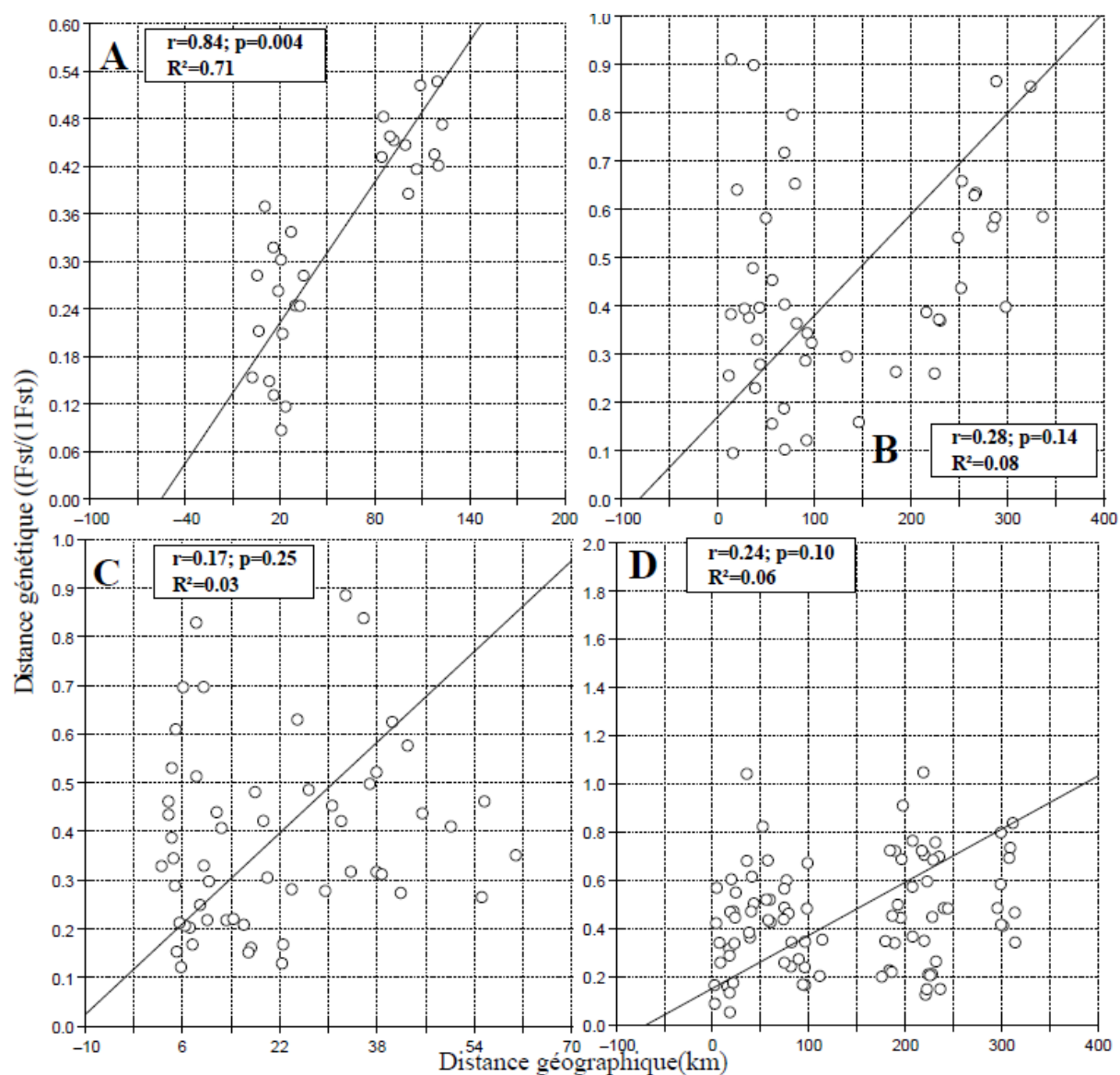


Figure VI-9 : Isolement par la distance des sous-clusters « Marseille » (A), « Corse » (B), « Giens » (C) et « Lardier » (D). La distance génétique correspond à $F_{st}/(1-F_{st})$ et les distances géographiques sont en kilomètres. Attention toutes les distances géographiques ne sont pas à la même échelle.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

VI.3.3.3 BARRIER

Les tests réalisés à l'aide du logiciel BARRIER, basés sur 500 bootstraps de la matrice de Nei obtenue avec PHYLIP, ont montré différentes barrières aux flux de gènes. Seules les plus fortes (retrouvées pour plus de 200 bootstraps) sont indiquées sur la Figure VI-1.

Une barrière sépare les clusters « Bouche-du-Rhône/Corse » et « Var/Alpes-Maritimes » et plus particulièrement les sous-clusters « Marseille » et « Giens ». Au sein du cluster « Bouche-du-Rhône/Corse », aucune barrière importante ne sépare les populations au sein du sous-cluster « Marseille » ni au sein du sous-cluster « Corse ». La seule barrière plus importante (mais inférieure à 200 bootstrap) se situe entre la population CB et les îles Lavezzi CLS et CLP. Au sein du cluster « Var/Alpes-Maritimes », une barrière sépare les sous-clusters « Giens » et « Lardier ». La zone géographique couverte par le sous-cluster « Giens » contient deux populations qui ont été rattachées au sous-cluster « Marseille » (Figure VI-2) : les populations B et PCN. Comme attendu, de fortes barrières séparent ces deux populations des populations de « Giens ». Pour une meilleure lisibilité sur la carte seules les barrières entourant B ont été indiquées (Figure VI-1). Au sein du cluster « Lardier », les populations semblent isolées les unes des autres par des barrières importantes. Ces barrières confirment la structure observée dans FLOCK.

VI.4 DISCUSSION

Cette étude est la première étude génétique, à cette échelle, sur une espèce de *Cystoseira*. Cette analyse, basée sur 6 microsatellites et 1259 individus répartis en 43 populations, montre un fort déficit en hétérozygotes pour la plupart des populations et une forte structuration génétique entre les populations de *C. amentacea* le long des côtes françaises. Cependant, l'absence d'isolement par la distance sur l'ensemble de l'échantillonnage révèle la possibilité de dispersion sur de longues distances.

VI.4.1 La diversité génétique

La diversité génétique est élevée pour cinq des six loci. La diversité globale (H_e) varie de 0.188 à 0.656 ce qui est comparable à la diversité génétique observée chez d'autres algues brunes : 0.221 à 0.778 chez *Ascophyllum nodosum* (Olsen *et al.* 2002 ; Engel *et al.* 2003), 0.165 à 0.573 chez *Fucus distichus* (Coleman & Brawley 2005b), 0.41 à 0.87 chez *Fucus serratus* (Coyer *et al.* 2002, 2003; Engel *et al.* 2003), 0.003 à 0.58 chez *Fucus spiralis* (Coleman & Brawley 2005a ; Engel *et al.* 2003, 2005), 0.44 à 0.85 chez *Fucus*.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

vesiculosus (Engel *et al.* 2003, 2005 ; Tatarenkov *et al.* 2007), 0.475 à 0.696 chez *Laminaria digitata* (Billot *et al.* 2003), 0.13 à 0.88 chez *Lessonia nigrescens* (Martinez *et al.* 2005 ; Faugeron *et al.* 2009) et 0.469 à 0.93 chez *Macrocystis pyrifera* (Alberto *et al.* 2009).

Sur l'ensemble des populations, 70% d'entre elles ne sont pas à l'équilibre de Hardy-Weinberg. Cette absence d'équilibre est due à un fort déficit en hétérozygotes dans ces populations. Ce déficit pourrait être expliqué par plusieurs hypothèses.

Tout d'abord une analyse réalisée par MICROCHECKER n'a pas révélé d'allèles nuls dans nos échantillons, ils ne sont donc pas la cause de ce déséquilibre.

Une forte consanguinité pourrait également créer ce déficit. Cette hypothèse a été avancée sur *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*, *Fucus spiralis* et *Fucus distichus* (Olsen *et al.* 2002; Coyer *et al.* 2003; Coleman & Brawley 2005a, 2005b). La consanguinité découle de la reproduction entre individus apparentés. Comme les *Cystoseira* sp. sont longévives comme cela a été démontré pour *C. zosteroides* qui pourrait vivre plus de 50 ans (Ballesteros *et al.* 2002) et qui pourrait aussi être le cas de *C. amentacea*. Si les individus vivent plusieurs décennies et que les descendants restent à proximité de leurs parents, la reproduction pourrait se faire entre générations chevauchantes apparentées, augmentant ainsi le taux de consanguinité. Or comme chez d'autres algues brunes, la dispersion chez *C. amentacea* est faible. Mangialajo *et al.* (2012) ont estimé que cette espèce semblait disperser ses propagules en une génération à 32 cm au maximum. Cette faible dispersion a déjà été démontrée chez les Fucales : Hardy & Moss (1978) ont observé que les zygotes d'*Halidrys siliquosa* (Fucales, Sargassaceae) coulent et se fixent rapidement au substrat. Ainsi les individus restent pour la plupart à proximité de leurs « parents » (Serrão *et al.* 1996). De plus, comme nous l'avons vu dans le chapitre IV, l'environnement extrême de l'infralittoral supérieur ainsi que la compétition entre les espèces rend difficile l'installation de zygotes provenant de populations éloignées qui pourraient diminuer la consanguinité locale en apportant de nouveaux allèles.

Pour savoir si le déficit en hétérozygote observé chez *C. amentacea* est dû à la consanguinité, il faudrait faire un échantillonnage local exhaustif (une ceinture de plusieurs mètres par exemple), ce qui permettrait de connaître les liens de parentés entre les individus d'une même population. En plus d'y prélever des fragments pour l'étude de génétique des populations, il faudrait mesurer l'axe primaire de chaque individu afin d'évaluer son âge, ce qui permettrait d'obtenir la structuration en classes d'âges de cette

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

population. Ces informations permettraient ainsi d'estimer la taille effective des populations à partir de NeEstimator (Ovenden *et al.* 2007) par exemple.

La troisième hypothèse implique la capacité de l'espèce à faire de l'autofécondation. Ce mode de reproduction a déjà été observé chez d'autres algues brunes monoïques (ou hermaphrodites) et peut entraîner un déficit en hétérozygotes comme celui observé chez *Fucus spiralis* et *Fucus distichus* (Coleman & Brawley 2005a, 2005b; Engel *et al.* 2005). Hardy & Moss (1978) supposent que chez *Halidrys siliquosa* la fécondation pourrait avoir lieu au passage de l'ostiole. Cette observation est cohérente avec la description de Guern (1962) du mode d'expulsion des gamètes chez *Cystoseira mediterranea*. Au moment de la reproduction, un nuage de gamètes mâles se forme au niveau de l'ostiole, dans le milieu. Le gamète femelle serait ainsi obligé de le traverser à sa sortie du conceptacle. Des tests en aquarium sont nécessaires pour confirmer ou infirmer cette hypothèse. Est-ce qu'un individu isolé en aquarium, pourrait donner des zygotes viables ? Cette hypothèse pourrait aussi être étudiée par des tests génétiques d'auto-incompatibilité comme cela a déjà été fait chez les plantes (Bateman 1952; Schopfer *et al.* 1999).

Ces deux hypothèses (consanguinité et autofécondation) avaient été écartées par Susini *et al.* (2007) au vu de la forte variabilité génétique au sein des populations. Nous avons aussi trouvé une forte variabilité génétique intra-population (>60%). Cependant d'autres études réalisées sur des algues brunes n'excluent pas ces hypothèses malgré une forte variabilité (Coyer *et al.* 2003 ; Engel *et al.* 2005). De plus, des génotypes multilocus identiques ont été trouvés dans nos populations. Au vu de la biologie de l'espèce et de sa nécessité à être fixée sur son substrat, la clonalité ne peut pas être à l'origine de ces génotypes répétés. Ce résultat est donc compatible avec l'hypothèse d'autofécondation, d'autant plus que le nombre de locus hétérozygotes dans ces génotypes ne dépassait pas trois. Seuls des tests d'autofécondation et de parenté pourront exclure ces deux hypothèses définitivement.

La dernière hypothèse, de l'origine du déficit en hétérozygote, concerne l'effet Wahlund. Ce phénomène est dû à une sous structuration de la population en sous-populations isolées. La limitation du flux de gènes entre ces sous-populations a pour conséquence un déficit en hétérozygotes au niveau de la population globale. Cette hypothèse a été avancée pour expliquer le déficit en hétérozygotes observé chez *Fucus serratus*, *Fucus distichus* et *Fucus vesiculosus* (Coyer *et al.* 2003; Coleman & Brawley 2005b; Engel *et al.* 2005). Cette hypothèse de fragmentation à très courte distance a été testée, au laboratoire, sur quatre sites par Kestelman (2012) : deux sites présentant une structure fragmentée, et deux

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

sites une ceinture continue. Les deux sites fragmentés présentaient une structuration spatiale et un F_{is} global positif. Les deux ceintures continues ne présentaient pas de structuration spatiale, et un F_{is} faible ou nul. Or ces deux sites ont également été étudiés dans la présente étude : F et Mt. Cependant dans l'étude de Kestelman (2012), l'échantillonnage s'est fait sur 5m de distance et le F_{is} était de 0.004ns pour Mt alors que dans la présente étude, l'échantillonnage a été réalisé sur 30m et le F_{is} était de 0.448 (p -value<0.001). Ainsi à faible échelle (<5m), aucune structuration n'est observée alors qu'à une plus grande échelle (30m), la population est structurée. Ce résultat semble cohérent avec un effet Wahlund. Cependant pour le site F, le F_{is} était significatif pour Kestelman (2012) (0.077*) et non significatif dans la présente étude (0.056ns). Comme aucune correction FDR n'a été faite dans l'étude de Kestelman, la différence entre les F_{is} de ce site pourrait disparaître après correction. Les F_{is} calculés restent cependant du même ordre de grandeur dans ce site. Dans l'étude de Kestelman, les sites fragmentés présentaient des F_{is} plus élevés. La relation entre F_{is} et fragmentation locale est donc complexe.

Dans le cadre de mon étude, ces fragmentations internes ont été évaluées à l'aide d'un indice, D, variant de 1 (patch isolé, <10 individus) à 4 (ceinture continue) (tableau VI-3). Nous avons pu mesurer la corrélation entre fragmentation interne et valeur de F_{is} . Une corrélation positive a été mise en évidence en Corse mais pas sur le continent. Ce qui confirme la complexité de la relation entre fragmentation locale et structuration interne.

Il est intéressant de noter que les populations Corses sont plus fragmentées que celles du continent ($p<0.05$, test RxC). Ce résultat est surprenant car le degré d'anthropisation du littoral est plus important sur le continent qu'en Corse. Cette anthropisation est condensée au niveau des grandes agglomérations (Marseille, Toulon, Nice c.f. Chapitre III) créant des zones dépourvues de *C. amentacea* plus grandes. On s'attend donc à avoir des ceintures continues plus longues en Corse ce qu'on observe (figure VI-1). Par contre, la fragmentation locale est plus importante en Corse ce qui est inattendu. Ce phénomène tiendrait peut être plus de la nature et le faciès du substrat (plus abrupt en Corse, figure III-1).

Malgré leur fragmentation locale plus importante, les populations corses sont majoritairement (67%) à l'équilibre (alors que 70% de celles du continent ont un F_{is} significatif). Le mode de reproduction n'a jamais été décrit comme différent entre les *C. amentacea* de Corse et celles du continent. On ne s'attendait donc pas à des différences en termes de consanguinité et d'autofécondation. En effet les occurrences de génotypes

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

multilocus identiques ont été de même ordre de grandeur entre Corse et continent (si la population CCS, exceptionnelle de ce point de vue, est exclue) (Annexe 2.4).

L'autre source de différence entre continent et Corse pourrait être la structure en termes de classe d'âge des populations. Pour cela il faudrait systématiquement mesurer la taille des individus échantillonnés. La taille nous donnerait ainsi une idée de l'âge de l'individu.

Kestelman (2012) a montré qu'à une échelle inférieure à 5m, dans des ceintures continues, on peut obtenir un patch homogène d'individus sans structure interne. Par contre dans des populations fragmentées, l'effet Wahlund était plus fort. Si on considère que de tels patches sont composés d'individus apparentés, une population fragmentée comme en Corse avec des patches plus petits, comporterait des groupes d'apparentement différents (un par patch). Par conséquent, dans notre étude, en échantillonnant un individu tous les mètres dans une ceinture continue, on en prendrait plusieurs par groupes d'apparentement tandis que dans les populations fragmentées, un seul individu par patch serait prélevé. Ce biais d'échantillonnage pourrait générer cette relation complexe entre F_{is} et fragmentation. Des études de microstructure sont définitivement nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

En conclusion, l'ensemble des hypothèses avancées précédemment sont cohérentes avec le déficit en hétérozygotes observé dans cette étude. En effet, d'après les mécanismes d'expulsion des gamètes males et femelle décrit par Guern (1962), il me semble impossible que l'autofécondation n'ait pas lieu chez *C. amentacea*. Le constant mouvement des vagues ne favorise pas la rencontre des gamètes. Il serait alors judicieux pour l'espèce que le gamète femelle puisse être fécondé par les gamètes mâles agglomérés à la sortie de l'ostiole. Cependant pour atteindre le F_{is} moyen observé, il faudrait un taux d'autofécondation de 60% (si $F=s/(2-s)$). L'autofécondation seule n'explique donc pas le déficit en hétérozygotes observés. Cette espèce est longévive et au vue des capacités de dispersion limitée de l'espèce, les individus s'installent à proximité de leurs parents. Donc plusieurs générations liées génétiquement peuvent se reproduire entre elles, augmentant ainsi la consanguinité. Enfin les résultats obtenus pour la population Mt montre que l'effet Wahlund est une hypothèse cohérente avec nos résultats. Aucune hypothèse ne semble à ce jour plus valable qu'une autre. Le déficit en hétérozygote observé serait donc une conséquence de ces trois hypothèses mélangées.

VI.4.2 La structure génétique des populations

VI.4.2.1 Structure générale

La structuration des 43 populations de *C. amentacea* est forte avec un F_{st} moyen de 0.349. Ce résultat est cohérent avec la variabilité génétique due à l'inter population (30%). Cette forte structuration est cohérente avec la faible capacité de dispersion de l'espèce. Cette corrélation entre une faible capacité de dispersion et une forte structure des populations avait été mise en évidence sur d'autres algues brunes telles que *Fucus vesiculosus* (Tatarenkov *et al.* 2007), *Pelvetia fastigiata* (Williams & Fiori 1996) et *Fucus distichus* (Coleman & Brawley 2005b). Cette corrélation n'est cependant pas toujours valable comme l'ont montré Coleman & Brawley (2005a) pour *Fucus spiralis*. Cette espèce semblable à *C. amentacea* dans ses caractères morphologiques (espèce pérenne, monoïque, sans organes de flottaison, avec des zygotes qui coulent rapidement) ne présente pas de forte structuration de ses populations malgré de faibles capacités de dispersion. Les caractères morphologiques et environnementaux (topographie du substrat, action des vagues, température) ont un impact sur la structure des populations et leur connectivité.

La forte structuration inter-population observée nous indique que la connectivité entre les populations n'est pas toujours présente. Il existe donc des barrières au flux de gènes qui peuvent être naturelles telles que les baies, les plages de sable, les falaises abruptes, ou anthropiques telles que la pollution et la destruction d'habitat (Billot *et al.* 2003). L'ensemble des barrières peut accentuer la fragmentation de l'habitat (*sensu* Wilcove *et al.* 1986 in Sodhi & Ehrlich 2010) et entretenir la différenciation des populations.

Les populations de *C. amentacea* ont été échantillonnées le long du littoral rocheux. En effet l'espèce a besoin de l'action des vagues pour son développement et se rencontre donc sur les caps. La topographie de la côte méditerranéenne où se développe *C. amentacea* correspond à des zones rocheuses séparées par des baies de sable ou des zones urbaines. Ce sont autant de zones difficiles à traverser et qui peuvent constituer des barrières au flux de gènes.

Le courant joue aussi un rôle important dans la dispersion des organismes sessiles. Cependant la position intertidale de l'espèce et l'absence d'organe de flottaison laisse supposer que les vagues ont plus d'impact que le courant au niveau des caps. Il serait intéressant de savoir si des zygotes sont présents dans la colonne d'eau à proximité des ceintures (jusqu'à 10m de la côte) et aussi la durée de vie d'un zygote en pleine eau.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

Avec cette forte structuration inter-populations, supposant un certain isolement des populations les unes par rapport aux autres, nous nous attendions à un fort isolement par la distance comme cela a été montré pour d'autres espèces d'algues brunes (Lu & Williams 1994; Engelen *et al.* 2001; Billot *et al.* 2003; Tatarenkov *et al.* 2007; Alberto *et al.* 2009). Cependant l'isolement par la distance n'a pas été mis en évidence à l'échelle de l'ensemble de l'échantillonnage. Coleman et Brawley (2005a) n'ont pas mis en évidence d'IBD chez *F. spiralis*. Les auteurs faisaient alors l'hypothèse que le flux de gènes était possible à large échelle assurant ainsi une certaine connectivité entre les populations éloignées. Des phénomènes de dispersion longue distance ont déjà été mis en évidence chez les algues brunes (Gaines *et al.* 2007; Alberto *et al.* 2009). La dispersion sur de longues distances pourrait être due à différents vecteurs.

Le premier correspond aux goélands qui nourrissent leurs petits avec des fragments de *C. amentacea*. La vitamine B1 contenue dans les thalles de *C. amentacea* est indispensable au développement des petits (Bartoli *et al.* 1997). Durant le vol, des fragments fertiles pourraient échapper du bec des goélands et ainsi être dispersés.

Ensuite les Saupes, *Sarpa salpa*, pourraient être un autre vecteur de dispersion. En effet, ce téléostéen herbivore broute les rameaux de *C. amentacea*. Des morceaux de thalles fertiles pourraient être rejetés à des distances, plus ou moins grandes, lors de la défécation. Les morceaux seraient toujours fertiles car la digestion des saupes n'est pas complète (Velimirov 1984).

Une autre hypothèse serait que la dispersion est assurée par des fragments accrochés sur des "radeaux" flottants comme le thalle de *Sargassum vulgare*, de *C. barbata*, de *C. compressa*, de faisceaux de *P. oceanica* ou de mucilages d'Ectocarpales. Des expériences menées *in vitro* sur des fragments de *C. amentacea* ont montré que ces fragments libres continuaient à se développer (Epiard-Lahaye *et al.* 1987) et pourrait ainsi disperser au gré du courant.

Cette hypothèse est avancée par Coleman et Brawley (2005a) pour expliquer la dispersion longue distance observée chez *F. spiralis*. Cette espèce, comme *C. amentacea*, ne possède pas d'aérocystes mais elle est souvent retrouvée dans les laisses de mers mélangées à d'autres macrophytes comme *Ascophyllum nodosum*. Cette dernière possède des « flotteurs » qui permettent aux thalles de flotter sur de longues distances. Des morceaux de thalle de *C. amentacea* sont parfois retrouvés dans les laisses de mer. L'identification de l'origine des fragments retrouvés dans les laisses de mer permettrait de déterminer la

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

distance parcourue par ces fragments. La dispersion via d'autres organismes a déjà été démontrée chez des macro-invertébrés (Highsmith 1985; Smith 2002).

Enfin, le transport des zygotes dans des eaux de ballast ou sur des ancres pourrait être envisagé. Cependant l'étage infralittoral où se développe *C. amentacea* n'est généralement pas propice aux ancrages. De plus dans le chapitre III, nous avons vu que cette espèce n'était pas présente dans les principaux ports de la côte continentale. Cependant *C. amentacea* se développe en Méditerranée depuis plusieurs siècles, la dispersion longue distance, par des bateaux, a donc pu se faire il y a plusieurs centaines voire milliers d'années via les ancres primitives en pierre.

La différenciation entre populations de *C. amentacea* n'est pas liée à leur distance géographique. Elle pourrait cependant être liée à la continuité de l'habitat et la présence d'individus relais. En se basant sur des données de SIG récoltées au cours de nombreuses études, il est possible d'estimer la continuité de l'habitat à partir de l'aire occupée par les kelps le long d'un linéaire côtier. Cette aire a été calculée pour chaque paire de populations (Alberto *et al.* 2010; Fraser *et al.* 2010). La différenciation génétique par paire de populations est toujours une matrice $F_{st}/(1-F_{st})$. Dans notre cas nous ne connaissons pas l'aire de chaque ceinture mais nous avons pu tester la corrélation entre distance génétique et continuité d'habitat par linéaire côtier i.e. continent et Corse séparément (km de ceinture de *C. amentacea* calculé pour chaque paire de population). Aucune corrélation n'a été mise en évidence entre la distance génétique et la continuité de la ceinture (Annexe 2.4). Ni la distance géographique ni la continuité de l'habitat ne peuvent donc expliquer à ce jour les différences génétiques entre les populations.

Les populations sont organisées en deux clusters « Bouches-du-Rhône/Corse » et « Var/Alpes-Maritimes » (Figure VI-2). Ce résultat a été obtenu à partir du logiciel STRUCTURE. Si le cluster « Var/Alpes-Maritimes » est cohérent, le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » l'est moins. STRUCTURE est un des logiciels les plus utilisés pour l'étude de la structure génétique des populations. Cependant quelques réserves ont été émises par la communauté scientifique concernant la cohérence des résultats. Frantz *et al.* (2009) ont montré que STRUCTURE surestime le nombre de clusters quand un fort IBD existe entre les populations. Comme aucun IBD n'a été mis en évidence sur l'ensemble des populations, nous pouvons supposer que $K=2$ n'est pas surestimé. Cependant STRUCTURE implique que les populations soient à l'équilibre de Hardy Weinberg et que les loci ne soient pas en déséquilibre de liaison. La seconde condition est respectée mais la majorité des populations de la présente étude ne sont pas à l'équilibre de HW. Ceci

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

pourrait biaiser les résultats obtenus dans STRUCTURE. Comme l'a conseillé Kalinowski (2010) il faut donc en parallèle de STRUCTURE réaliser une autre analyse. C'est ce que nous avons fait en utilisant le logiciel FLOCK qui n'assume ni l'équilibre de HW ni l'indépendance des loci et une analyse par arbre en Neighbour Joining à partir d'une matrice de Nei non biaisée (Figures VI-2, VI-5). L'analyse réalisée avec FLOCK confirme les résultats de STRUCTURE à savoir 2 clusters principaux « Bouches-du-Rhône/Corse » et « Var/Alpes-Maritimes » avec les mêmes regroupements étranges de populations (les regroupements ne correspondent pas toujours avec la géographie). Cependant l'analyse réalisée avec FLOCK a montré que certaines populations étaient difficilement assignées à tel ou tel cluster et devaient être écartées. L'assignation de ces populations par le logiciel GENECLASS 2 a permis de montrer deux choses importantes. La première est que ces « outsiders » sont en général réassignés à des populations appartenant au même cluster. La seconde est que ces résultats d'assignation sont faibles. Au maximum 30% des individus d'une population étaient réassignés à une autre, ce qui indique que plus de 70% des individus des populations sont propres à ces populations. L'arbre en NJ est en grande partie cohérent avec les résultats FLOCK et STRUCTURE bien que certains regroupements étranges ne soient pas retrouvés dans NJ.

Aucun isolement par la distance n'a été mis en évidence à l'intérieur du cluster « Var/Alpes-Maritimes ». Pour le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » un isolement par la distance est détecté mais est uniquement dû à la présence de populations à la fois corses et continentales (Figure VI-6).

VI.4.2.2 Structure des populations au sein de chaque sous-cluster

Les analyses réalisées au sein des clusters définis précédemment donnent une structure en quatre clusters, relativement cohérents avec la répartition géographique : « Marseille », « Corse », « Giens » et « Lardier ». Les assignations étranges (i.e. les populations corses reliées au continent et vice-versa), ne semblent pas dues à des artefacts de calculs puisqu'elles sont obtenues par STRUCTURE et FLOCK.

L'AMOVA montre que le niveau de structuration « intra-cluster » est significatif et responsable de près de 10% de la structuration globale dans le cluster « Bouches-du-Rhône/Corse » et 5% du cluster « Var/Alpes-Maritimes ». Les F_{st} par paires de populations ne sont pas toujours plus forts entre populations de clusters différents qu'entre populations du même cluster.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Cystoseira amentacea est une espèce présente en Méditerranée depuis plusieurs milliers d'années. Au cours du temps, le niveau de la Méditerranée a fortement varié. La répartition actuelle des populations de *C. amentacea* est peut être totalement différente de celle du passé. Ce que nous observons aujourd'hui est le résultat des événements passés.

Il serait intéressant de compléter cette étude avec une étude de phylogéographie faisant appel à des marqueurs dont l'évolution est plus lente que celle des microsatellites tels que les ITS ou des marqueurs ribosomiaux. Ces études permettraient de mieux comprendre l'histoire de cette espèce en Méditerranée et donc cette faible différenciation des inter et intra clusters.

Les groupes géographiques que nous avons identifiés chez la *Cystoseira* avaient déjà été mis en évidence chez d'autres organismes marins. La séparation entre des populations de la région de Marseille et de la région de Nice avait déjà été mise en évidence sur *Corallium rubrum* par (Ledoux *et al.* 2010). Si les populations de Port-Cros sont groupées avec celle de Marseille lors de l'analyse de la structure globale chez *Paramuricea clavata* (Mokhtar-Jamaï *et al.* 2011), dans notre étude seule PCN (Port-Cros Nord) est reliée au groupe « Marseille ».

Les populations de la rade de Marseille (de Martigues (W) aux Empereur (ME)) semblent coupées du reste des populations, que ce soit des populations des autres clusters comme des populations du cluster « Marseille » (voir Figure VI-8a). Il existe un fort courant au sein de cette rade. Le flux de gènes entre ces populations, semble être assuré par le fort courant présent dans la baie de Marseille. Ce même courant les isole du reste des populations. Durant la période de reproduction de *C. amentacea*, la connectivité pourrait donc être assurée par le courant nord important en surface (Albérola & Millot 2003). La relation entre le courant et le flux de gènes a déjà été démontrée pour *Alaria marginata* (Laminariales) (Kusumo & Druehl 2000). Ce courant pourrait expliquer que la population de l'île du planier (MP) soit reliée aux populations de Martigues et Carro (respectivement W et Q). Cette forte structuration est cohérente avec l'isolement par la distance observée dans le cluster « Marseille ». Même si des échanges sont possibles dans la rade, les populations sont nettement différenciées génétiquement des deux populations PCN et B, très éloignées géographiquement. Seul le sous-cluster « Marseille » montre un IBD significatif (Figure VI-9). Ce sous-cluster est composé de populations proches (géographiquement) et de deux populations plus éloignées PCN et B. Quand l'IBD est testé sans ces populations, il disparaît.

Chapitre VI : Diversité et structure génétique des populations de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux PACA et Corse

Le cluster « Giens » est principalement constitué d'îles (Porquerolles, Port-Cros et les îles du Levant). Malgré la faible distance existant entre le continent et les îles, des courants particuliers peuvent être responsables des barrières au flux de gènes et des nombreux sous-groupes identifiés dans ce cluster.

Les barrières mises en évidence par le logiciel BARRIER sont les plus fortes au sein du cluster « Giens ». Avec les plus grosses barrières séparant la population de Brégançon (B) des autres populations du cluster. Cet isolement de Brégançon a amené à l'assignation de cette population au cluster « Marseille » par STRUCTURE et à son rapprochement avec CN par GENECLASS2, peut-être artéfactuels.

Il n'y a pas d'isolement par la distance entre les populations du sous-cluster « Corse » même quand il est analysé en se concentrant juste sur les populations insulaires. Ainsi la distance n'est pas responsable de la différenciation génétique des populations. Ce résultat est plutôt cohérent avec ceux obtenus avec STRUCTURE et FLOCK. Ces deux logiciels coupent le sous-cluster « Corse » en respectivement quatre sous-clusters et deux sous-clusters eux-même de trois sous-clusters chacun (Figure VI-8a et 8b). Cependant ces sous-clusters formés dans STRUCTURE et FLOCK ne sont pas toujours composés de populations proches géographiquement. Ces résultats montrent que la structure observée pour le sous-cluster « Corse » est complexe et fait intervenir des épisodes d'extinctions/recolonisations aléatoires où la source ne provient pas toujours de la population la plus proche. Cette hypothèse est à relier avec la plus forte fragmentation locale des populations corses. La complexité de la structure du sous-cluster « Corse » est peut être également due aux nombreux caps rocheux qui les séparent. En effet chaque cap peut représenter une barrière infranchissable comme cela a déjà été démontré sur la côte continentale chez *Corallium rubrum*, *Hemiphysa sp.* et *Paramuricea clavata* (Lejeune & Chevaldonné 2006; Ledoux *et al.* 2010; Mokhtar-Jamaï *et al.* 2011). Pourtant l'analyse via STRUCTURE montre que les populations des Sanguinaires (CS), de Porticcio (CPP) et du cap Senetosa (CCS) semblent connectées. Cette structure pourrait être un artefact dû à la faible densité d'échantillonnage en Corse par rapport à celle du continent (12 populations corses contre 31 sur le continent) alors que le linéaire côtier couvert sur le continent et en Corse est semblable (238 km et 246 km respectivement). Il semble donc important de compléter l'échantillonnage en Corse afin d'atteindre la même densité que sur le continent.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Enfin, au sein du cluster « Lardier », les caps rocheux propices au développement de l'espèce sont séparés par de grandes baies où l'espèce est totalement absente. Au sein de ce sous-cluster, la sous-structure est forte avec $K=6$ obtenu avec FLOCK. La fragmentation naturelle et anthropique (artificialisation du littoral) pourrait être responsable de cette forte structuration. Les populations, même proches géographiquement, sont nettement différenciées e.g. CC, Th, A et CN. C'est pourquoi aucun isolement par la distance n'est observé dans ce cluster.

VI.5 Conclusions et perspectives

Les résultats mis en évidence par cette étude confirment la structuration démontrée sur 4 populations avec des RAPDs (Susini *et al.* 2007). La structure génétique de *C. amentacea* est forte entre les 43 populations.

La structure génétique de *C. amentacea* semble très complexe avec plusieurs niveaux de structuration. Les populations sont relativement isolées les unes des autres mais restent connectées entre elles par des épisodes de migration ponctuels et rares.

Les futures recherches devront se concentrer sur la compréhension des causes des forts déficits en hétérozygotes observés dans les différentes populations. Des études de microstructure intermédiaire aux études déjà réalisées (entre 5m et 30m) permettront de connaître la taille d'un dème dans cette espèce. Une étude plus approfondie sur les populations corses permettrait de comprendre l'absence de déficit en hétérozygotes et la fragmentation locale observée. L'ensemble de ces études complémentaires valideront ou réfuteront les hypothèses émises au cours de la discussion.

CHAPITRE VII
DISCUSSION GENERALE

VII.1 RAPPEL DE LA PROBLEMATIQUE

Le but de cette thèse était de faire un point sur l'état de conservation des espèces du genre *Cystoseira* en régions PACA et Corse. Nous avons restreint l'étude à quatre espèces : *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* qui ont été choisies car leurs observations historiques sont nombreuses et qu'elles sont facilement localisables sur le terrain.

Cette thèse s'est donc intéressée i) à la répartition exhaustive de ces espèces (chapitre III), ii) à la capacité de résilience de *C. amentacea* var. *stricta* (chapitre IV) et iii) à la diversité et la structure génétique de *C. amentacea* var. *stricta* le long des littoraux de PACA et de Corse : le chapitre V montre la technique utilisée pour développer les marqueurs microsatellites et le chapitre VI est l'étude génétique à grande échelle.

VII.2 SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS

Comme nous l'avons vu dans le chapitre d'introduction, la conservation des espèces nécessite l'apport de données de diverses disciplines telles que l'écologie et la génétique des populations.

Dans le cas des espèces de *Cystoseira*, de nombreuses données existaient déjà sur la morphologie des différents taxons, le mode de reproduction, le milieu de vie et l'aire de répartition à grande échelle. Cependant l'abondance d'une espèce n'est pas forcément un signe de bon état écologique ; en effet, une espèce bien répartie n'a pas plus de chance de survivre qu'une espèce très restreinte d'un point de vue de son aire de répartition.

Les zones ayant connu les plus grandes régressions sont les zones urbaines de Marseille, Toulon et Nice. Au niveau de ces grandes agglomérations, l'espace laissé vacant notamment par *C. amentacea* a été recolonisé par de nombreuses espèces telles que *Corralina elongata*, *Mytilus galloprovincialis* ou *Cystoseira compressa*. Différentes études s'intéressant aux capacités de recolonisation des Phaeophyceae ont montré une exclusion de ces dernières par les espèces du « Turf » notamment à travers une compétition pour l'espace. Pourtant notre étude a montré que *C. amentacea* était capable de recoloniser son milieu malgré la présence d'algues de la strate Turf et de *C. compressa*. L'hypothèse est donc que l'action des vagues joue un rôle déterminant en arrachant les algues du turf moins bien fixées au substrat ce qui permet, quand ces arrachages ont lieu pendant la période de reproduction, à *C. amentacea* de s'installer. Une fois installée, elle

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

limite le développement des autres espèces en les privant de lumière par exemple. En ce qui concerne *C. compressa*, il serait possible que l'espèce facilite la réinstallation de *C. amentacea*. Si l'action des vagues est favorable à *C. amentacea*, cela peut être différent pour les espèces des petits fonds. Il est envisageable que sur des zones totalement recouvertes de Dycliotaies ou autres taxons de la strate turf, où l'action des vagues est moins importante, le recrutement des espèces comme *C. barbata*, *C. crinita* ou *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* soit beaucoup plus lent. Si *C. amentacea* est toujours abondante ce n'est pas le cas de ces espèces de petits fonds, des études de résilience de ces espèces semble donc indispensable.

Pour les espèces du genre *Cystoseira*, la recolonisation est généralement lente à cause des conditions du milieu, de la compétition avec les autres espèces mais aussi car ces espèces, d'une manière générale, disperse peu. Pour qu'il y ait recolonisation, il faut donc que plusieurs conditions soient respectées.

La première est qu'une source de zygote existe. Même si des épisodes de flux de gènes à longue distance (plusieurs dizaines de kilomètres) semblent exister comme chez une autre algue brune *Macrocystis pyrifera* (Dayton 1985; Gaylord *et al.* 2002b, 2006), ces derniers semblent très anecdotiques pour *C. amentacea*, au vu de la forte structuration des populations observée dans l'étude de génétique des populations ($F_{st}=0.35$). La majorité de la dispersion se fait donc sur de courtes distances (quelques dizaines de centimètres) chez *C. amentacea*. Cette donnée n'a pas encore été estimée chez les espèces de petits fonds.

La vitesse de recolonisation dépendra donc directement du degré de dégradation : plus la dégradation est importante plus la recolonisation est lente (Speidel *et al.* 2001).

La seconde condition est que si un zygote arrive, porté par le courant, il doit trouver un endroit où il pourra s'installer. De nombreuses études ont montré que les algues composantes la strate turf peuvent inhiber l'installation des zygotes d'algues brunes soit par compétition pour l'espace soit par compétition chimiques (Dayton *et al.* 1984, Kennelly 1987, Berger *et al.* 2003, Korpinen & Jormalainen 2008). Si le zygote trouve une place au milieu de la communauté en place, il faut qu'il se fixe suffisamment fort au substrat pour ne pas être arraché par l'hydrodynamisme au deux moments cruciaux de sa fixation (Vadas *et al.* 1990, Brawley & Johnson 1991, Denny 1995, Taylor & Schiel 2003)

La troisième condition implique donc un environnement calme dans les premières 24h après expulsion du zygote. C'est le cas de nombreuses espèces d'algues brunes. De plus cette capacité de fixation peut être perturbée par une mauvaise qualité du milieu.

La quatrième condition est, qu'une fois installé le zygote, ne doit pas être prédaté. Cette condition est surtout valable pour les espèces de petits fonds qui doivent résister aux herbivores comme les oursins ou les poissons. En effet, les oursins (*Paracentrotus lividus*, *Arbacia lixula*) sont bien connus pour détruire complètement des populations de *Cystoseira* (Thibaut *et al.* 2005), même s'il est assez facile de débarrasser complètement une zone de ces oursins (ce que nous avons fait dans nos sites de transplantations), il est impossible de maîtriser dans le temps les recrutements aléatoires et en masse de *P. lividus* (Hereu 2004), ou encore de contrôler efficacement les espèces du genre *Patella* qui broutent les plantules. Enfin (Vergés *et al.* 2009, 2011) ont montré récemment l'importance de *Sarpa salpa* dans la structuration des populations de *Cystoseira*. Ce Téléostéen est un herbivore très efficace que l'on retrouve aussi bien dans les petits fonds que jusqu'à 70 m de profondeur (Bauchot & Hureau 1990). Son action de broutage est très importante dans les quinze premiers mètres et des bancs se laissent porter par les vagues pour brouter *C. amentacea* à la surface. Ce comportement est d'ailleurs un frein à la restauration de *C. amentacea* (T. Thibaut comm. pers.). Cependant, il est très difficile de contrôler les bancs de *Sarpa salpa*. De plus l'arrivée de *Siganus* spp. dans le nord ouest de la Méditerranée (Castriota & Andaloro 2008; Daniel *et al.* 2009) représente une source d'herbivorie de plus sur les espèces du genre *Cystoseira*. Un banc a été observé dans la baie de Villefranche-sur-Mer (H. Molenaar comm. Pers.). Les études réalisées sur la diète de *Siganus* spp. montrent que des fragments d'espèces du genre *Cystoseira* sont retrouvés dans les contenus stomacaux de ces poissons (Stergiou 1988; Lundberg & Golani 1995). L'impact de ces *Siganus* spp. pourrait être grand sur les populations de *Cystoseira* comme il l'est dans le bassin oriental (Sala *et al.* 2011).

Enfin si le zygote ou même la plantule ont résisté aux brouteurs, il leur faudra faire face à d'autres pressions tout au long de leur développement (tempête, pollution).

Le succès de la recolonisation implique donc un certain nombre de conditions « écologiques » auxquelles se rajoute les conséquences génétiques d'une recolonisation par effet fondation. Si les sources de zygotes sont multiples, la population nouvellement créée aura un pool génétique suffisamment hétérogène pour augmenter ses chances de survie. Si par contre la source est unique, l'effet fondation est couplé à un bottleneck et les chances de survie de la population seront faibles. Dans le cadre de la conservation de ces espèces, il faut dès maintenant mettre en place des suivis de dynamique des populations qui permettront de suivre l'évolution des populations le long du littoral méditerranéen

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

français. La cartographie réalisée durant cette thèse pourra non seulement servir de référence pour une étude de la dynamique à long terme (plusieurs dizaines d'années) comme cela est fait sur *Macrocystis pyrifera* (Gaines *et al.* 2007), mais pourra également servir en cas d'accident pétrolier afin d'estimer les pertes potentielles de populations.

La difficulté des espèces à recoloniser montre aussi l'importance de limiter la fragmentation des habitats, et donc des populations, en limitant notamment leur destruction. L'ensemble de ces conditions énoncées dans le paragraphe précédent, montrent la difficulté d'une population à recoloniser son milieu et donc les faibles chances de restauration naturelle en cas de disparition d'une population. La conservation des populations de *Cystoseira* sp. nécessitera donc l'intervention de l'Homme.

VII.3 PASSER D'UNE CONSERVATION PASSIVE A UNE CONSERVATION ACTIVE

Les espèces du genre *Cystoseira* sont protégées par plusieurs conventions internationales (chapitre II) mais cette protection reste passive et concrètement aucune espèce n'est réellement protégée.

Même au sein de parcs ou de réserves naturelles, l'effet réserve a une conséquence plutôt négative sur la conservation des *Cystoseira*. En effet, dans la réserve naturelle de Cerbère-Banyuls, l'interdiction de ramassage des oursins et l'autorisation de continuer à pêcher ses prédateurs principaux (*Sparidae*) a conduit à la disparition irréversible de 13 taxons de *Cystoseira* et à la raréfaction des populations survivantes (Thibaut *et al.* 2005). Grâce au travail mené, entre autres par notre équipe, les parcs et réserves commencent à prendre en compte la problématique *Cystoseira*.

VII.3.1 Suivi de la dynamique des espèces

Au vue de toutes les conditions nécessaires aux espèces pour recoloniser leur milieu. Leur conservation devra se focaliser sur le maintien des populations actuelles. Pour cela il faut mieux connaître la dynamique des populations de *Cystoseira* comme cela est fait sur *Macrocystis pyrifera* (Figure VII-1). Cette étude montre que l'évolution de la biomasse de la canopée de kelps change d'autant plus avec le temps que la canopée est fragmentée. En effet, la partie ayant le moins changé depuis 1990, est celle présentant la canopée la plus dense (1800-1900 km du sud sur la Figure VII-1). Ce résultat est intéressant car il montre

l'importance d'un suivi à long terme pour estimer la dynamique d'une espèce mais surtout il montre l'utilité de limiter au maximum la fragmentation des populations d'une espèce. Ainsi une étude à long terme pourrait être menée sur une dizaine de populations avec à la fois un suivi écologique (recolonisation après scraping, composition en classe d'âge de la population en fonction de la taille, croissance de la population ou encore recrutement) et un suivi génétique avec des échantillonnages réguliers (tous les deux ans par exemple) afin de suivre l'évolution de la diversité et de la structure génétique.

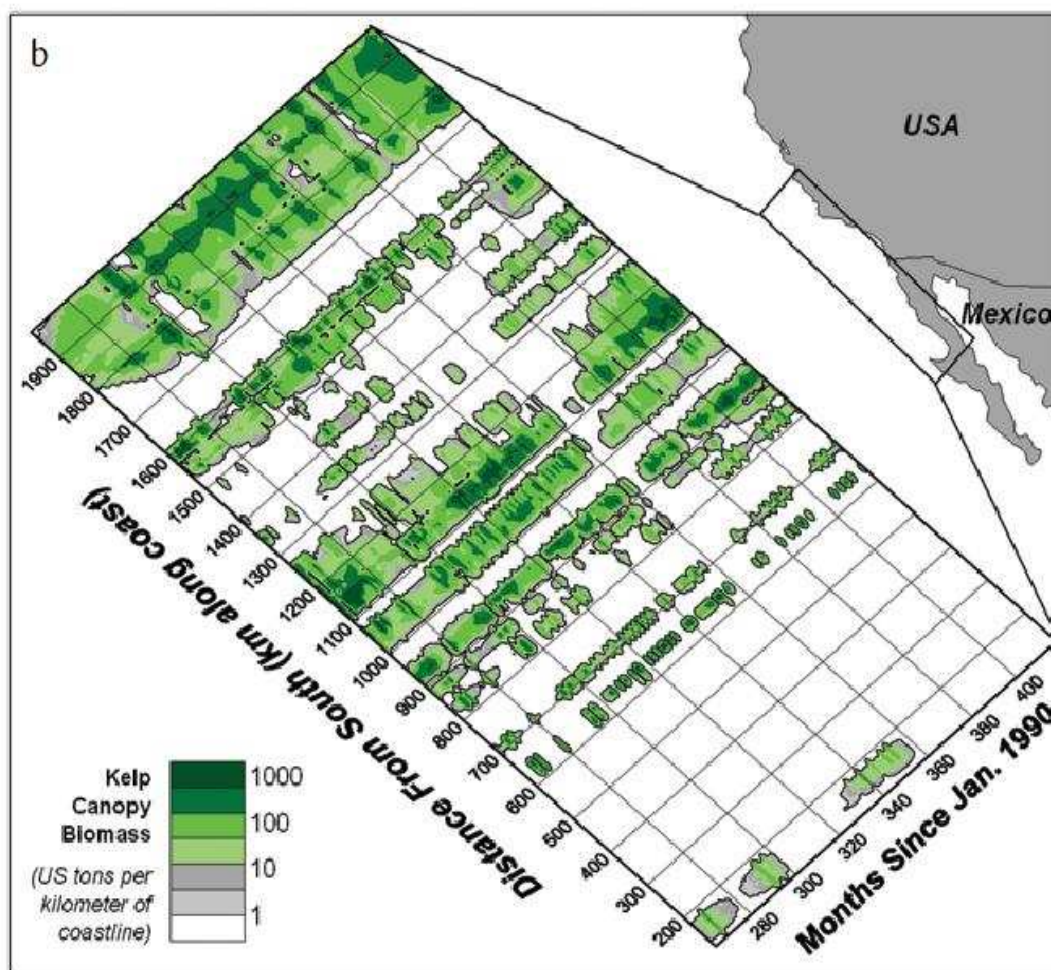


Figure VII-1 : Dynamique des populations de *Macrocytis pyrifera* le long de la côte ouest américaine et mexicaine (Reed *et al.* 2006; Kinlan 2007).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

(Frankham *et al.* 2002) ont suggéré quelques actions afin de gérer les populations fragmentées :

- Augmentation du flux de gènes artificiellement par la translocation d'individus.
- Restauration des populations disparues à condition que l'environnement soit favorable en tous points.

VII.3.2 Augmentation du flux de gènes par la translocation

La fragmentation entraîne une diminution ou une disparition du flux de gènes entre populations ce qui peut avoir de graves conséquences sur la survie de certaines populations. La connectivité peut être rétablie artificiellement par translocation d'individus d'une population dans une autre population. Cette technique peut paraître simple cependant plusieurs choix doivent être considérés pour que l'issue soit positive. Les principales questions qui doivent être considérées sont (Frankham *et al.* 2002) :

- Combien d'individus doivent être « transloqués » ?
- Combien de patches doivent être créés ?
- Combien de fois l'expérience doit être effectuée ?
- A quelle période la translocation doit être réalisée ?
- Et enfin quand arrêter les translocations ?

A défaut de « transloquer », il serait possible d'effectuer des croisements de populations, *ex situ* en aquarium, puis de transplanter les jeunes individus obtenus dans la population en danger. De plus, ces croisements permettraient de savoir si les croisements entre populations différentes augmentent ou diminuent la fitness des individus issus de ces croisements. Un suivi génétique est donc à mettre en place afin d'évaluer les impacts positifs ou négatifs des modifications des populations.

Enfin le meilleur moyen de limiter la fragmentation des populations reste de limiter les impacts qui entraînent cette fragmentation i.e. empêcher toutes nouvelles constructions côtières quand des espèces du genre *Cystoseira* sont présentes, et limiter les activités côtières qui pourraient entraîner cette fragmentation.

VII.3.3 Restauration des populations

Si *C. amentacea* est encore très abondante sur nos côtes, les espèces qui semblent le plus en danger sont celles des petits fonds. En effet, leur habitat préférentiel les rend particulièrement vulnérables aux aménagements littoraux. Les populations de ces espèces ont régressé et sont maintenant peu nombreuses et principalement concentrées dans le département du Var (chapitre III). Ainsi, ces populations sont beaucoup plus fragmentées que celles de *C. amentacea*.

Chez *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, les populations survivantes étant réduites actuellement, il est inutile d'entreprendre des transplantations d'individus dans une nouvelle zone sur de petites surfaces car le problème des herbivores n'est pas contrôlable et reste le frein principal à la restauration par transplantation. Bien entendu on pourrait imaginer de fermer des petites baies avec des filets anti-saupes et éradiquer les oursins en place. Une telle mesure le long de PACA et de Corse est illusoire, et coûteuse. De plus les résultats négatifs obtenus au cours de l'expérience de translocation des espèces *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* (Annexe 3, données supplémentaires) montrent que les aménagements littoraux ou les herbivores peuvent rendre l'environnement non propice à la restauration de ces espèces dans leurs localisations historiques respectives. Enfin cette tentative de restauration a montré certaines limites, comme la force des tempêtes qui est considérable dans des zones apparemment décrites comme calmes et propices aux développements des ces espèces. En effet, dans la plupart des sites où nous avons fait des tentatives de restauration, les transplants ont été détruits par les vagues. Ceci montre que des espèces décrites comme des espèces de milieux calmes sont capables de supporter une force hydrodynamique considérable quand les populations sont établies.

La restauration des populations doit aussi prendre en compte la génétique des populations de l'espèce quand cette donnée existe. En parallèle de mesure de restauration, il serait intéressant d'étudier la diversité et la structure génétique des populations des petits fonds telle que cela a été fait pour *C. amentacea*.

VII.4 PERSPECTIVES DE RECHERCHE

En parallèle des actions de restauration, de suivi des populations et d'augmentation des flux de gènes de manière artificielle, il est intéressant de poursuivre des études plus fondamentales telles que :

- Etudier la compétition *Corallina elongata*/*C. amentacea* afin de mieux comprendre la dynamique de résilience de *C. amentacea* notamment à proximité de l'émissaire de Cortiou qui est maintenant situé au cœur du Parc National des Calanques.
- Etudier l'impact des polluants de surface sur *C. amentacea*. Cette étude pourrait être réalisée en aquarium et permettrait de tester la résistance des *Cystoseira* à différents polluants. Les polluants empêchent-ils la croissance des adultes ? Empêchent-ils la reproduction en diminuant leur fertilité ? Empêchent-ils le développement des zygotes et/ou des plantules ?
- Afin de mieux comprendre la dispersion des zygotes, il serait intéressant de savoir jusqu'à quelle distance de la côte on trouve des zygotes dans la colonne d'eau, et s'ils sont viables à grande distance ?
- Réaliser une étude de génétique des populations sur les espèces de petits fonds afin de savoir si la fragmentation des populations empêche la connectivité entre ces dernières.
- Enfin il serait intéressant de poursuivre l'étude de génétique réalisée sur *C. amentacea*. De nombreuses données manquent encore pour comprendre la génétique de cette espèce (Figure VII-2). La forte structuration intra-population implique soit de l'autofécondation, soit un effet Wahlund soit une consanguinité due notamment aux générations chevauchantes, à la longévité de l'espèce et à ses faibles capacités de dispersion (voir chapitre VI).

L'ensemble de ces études permettra de mieux comprendre les mécanismes responsables de la structuration et de la dynamique des populations de *C. amentacea* et des trois espèces de petits fonds. De plus il sera intéressant de savoir si différentes espèces du genre *Cystoseira* présente le même type de structure génétique et de dynamique.

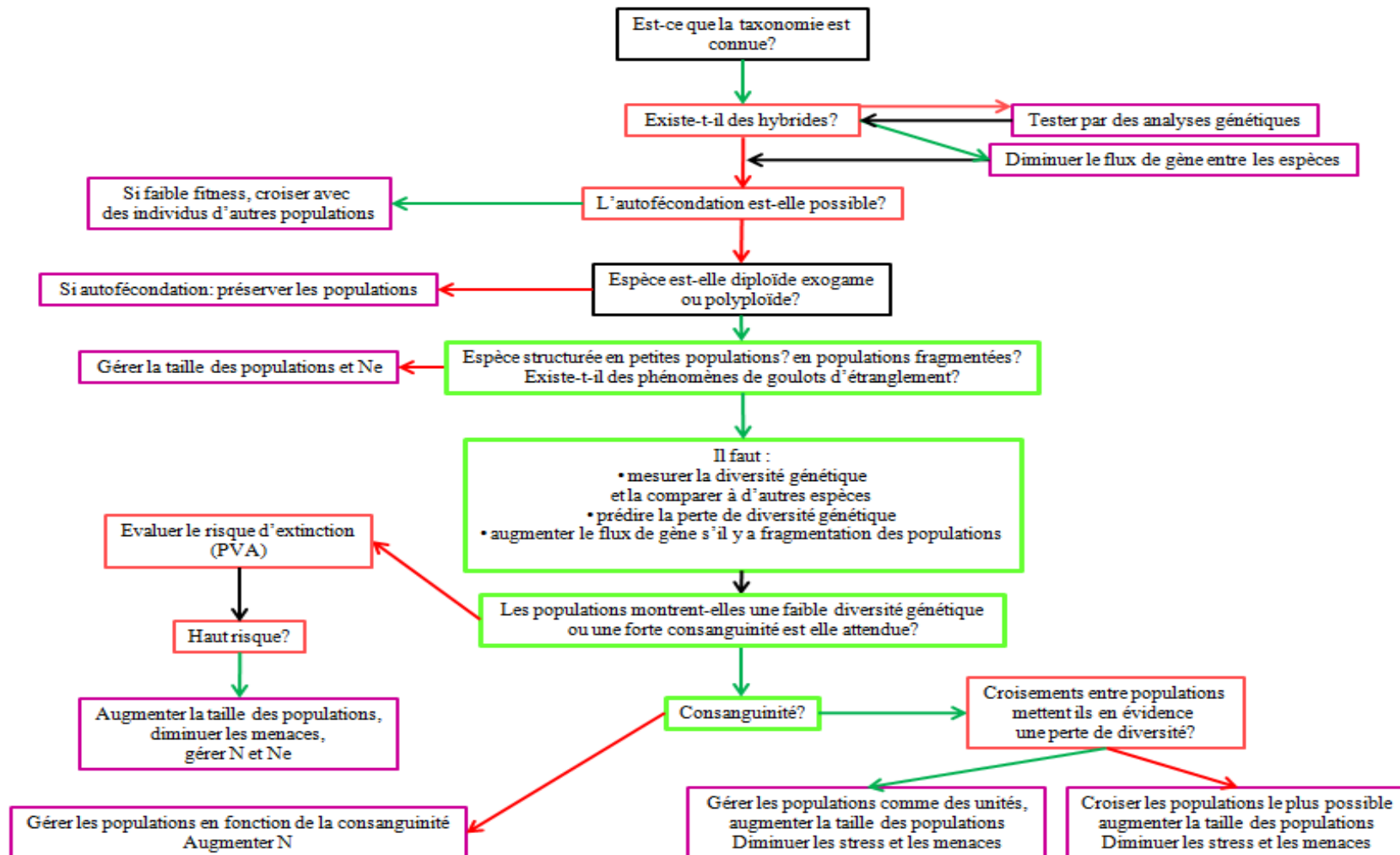


Figure VII-2 : Organigramme des questions posées dans le cadre de la conservation génétique d'espèces sauvages menacées (d'après (Frankham *et al.* 2002)). En noir : les données qui existaient avant la thèse ; en vert : les données apportées par cette thèse ; en rose : les données toujours manquantes ; en violet : les indications de gestion de l'espèce. N : Nombre d'individus d'une population ; Ne : effectif efficace d'une population ; PVA : Population Viability Analysis. Les flèches vertes et rouges indiquent la réponse aux questions posées dans les cadres (vert=oui et rouge=non), les flèches noires indiquent le lien entre les différents cadres.

VII.5 PERSPECTIVES DE GESTION

Pour assurer la préservation des espèces du genre *Cystoseira* à court terme, il est indispensable d'impliquer les gestionnaires de réserves naturelles, parc nationaux et autres zones protégées et de sensibiliser les riverains côtiers. Pour cela la communication est nécessaire et essentielle.

Les gestionnaires doivent savoir identifier les menaces pesant sur les espèces de *Cystoseira*, ils doivent être impliqués dans l'obtention des données surtout quand elles concernent des populations situées à l'intérieur des limites de la zone qu'ils gèrent. La sensibilisation du public doit aussi passer par les gestionnaires en leur fournissant la documentation présentant les espèces du genre *Cystoseira*, leur importance écologique, la faune et la flore qui leurs sont associées, ainsi que les menaces qui pèsent sur les différentes espèces et les conséquences qu'entraînerait leur disparition.

La sensibilisation du public peut être réalisée simplement le long de tous les sentiers littoraux d'où sont visibles certaines espèces du genre *Cystoseira*. Pour les plongeurs, des informations sur *C. zosteroides*, *C. funkii*, *C. spinosa* var. *compressa* ou encore *C. brachycarpa* var. *balearica* devraient être distribuées dans tous les clubs de plongée.

Dans le domaine de la conservation, il n'est pas rare d'utiliser des « Flagship species » i.e. des espèces mascottes qui ne sont pas elles-mêmes en danger mais qui attirent l'attention sur l'importance de préserver une ou plusieurs espèce(s) qui leur sont associées.

Pour les espèces du genre *Cystoseira*, la faune et la flore associées, sont nombreuses. Les juvéniles de poissons tels que les *Symphodus roissali*, *Symphodus ocelatus* et *Symphodus tinca* pourraient devenir des mascottes qui donneraient des informations sur les différentes espèces de *Cystoseira* que l'on peut facilement rencontrer en longeant le littoral comme *C. amentacea*, *C. mediterranea* ou en pratiquant le « snorkeling » comme *C. barbata* ou *C. crinita*.

Cette vulgarisation scientifique peut paraître inutile, cependant la préservation des espèces du genre *Cystoseira* ne pourra pas se faire uniquement entre scientifiques.

VII.6 CONCLUSION FINALE

Cette thèse n'aura pas donné de réel plan de gestion pour les espèces du genre *Cystoseira* puisque nous n'avons étudié que 4 espèces sur les 18 connues à ce jour en PACA et en Corse. Cependant les résultats développés dans cette thèse ont apporté un certain nombre de connaissances supplémentaires sur l'écologie des espèces, ils ont amorcé le travail de génétique des populations pour le genre *Cystoseira* et surtout ils ont permis d'identifier les axes de recherches à développer en priorité dans les futures études.

De plus cette thèse a montré, l'importance d'une approche pluridisciplinaire dans le domaine de la conservation des espèces. L'ensemble des données nécessaires à l'élaboration d'un plan de gestion doit provenir d'un travail collaboratif de plusieurs spécialistes.

L'ensemble des données récoltées sur *C. amentacea* à partir des différentes études, a montré que l'effort de conservation devait être concentré sur la problématique de la fragmentation de l'habitat et *a fortiori* des populations. En effet, une trop grande fragmentation entraîne d'une part une perte de la connectivité entre les populations augmentant l'isolement des populations, la consanguinité et ainsi la diminution de la diversité génétique. D'autre part quand les populations sont trop fragmentées, la résilience est très lente. Afin de pallier à cette fragmentation, plusieurs techniques peuvent être mises en place comme la restauration des populations disparues. Différentes études sont proposées dans le paragraphe « perspectives ». Une étude de génétique des populations sur ces espèces nous semble indispensable pour comprendre leur structure génétique et savoir si les populations sont toujours connectées malgré la distance géographique.

Cette thèse ne s'est focalisée que sur 4 espèces parmi 50. Les espèces de grands fonds telle que *C. foeniculacea* f. *latiramosa* *C. funkii*, *C. montagnei*, *C. spinosa* var. *compressa* et *C. zosteroides* doivent faire l'objet d'études notamment sur le recrutement. (Ballesteros *et al.* 2009) ont mis en évidence un recrutement très faible chez *C. zosteroides*. De ce fait, l'espèce est particulièrement vulnérable car avec un renouvellement très faible des individus, l'espèce peut-être vouée à disparaître. En est-il de même pour les autres espèces de profondeur?

CHAPITRE VIII
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Agardh C. (1820) *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succintis*. Lundae [Lund]: ex officina Berlingiana.
- Agardh JG (1842) *Algae maris Mediterranei et Adriatici, observationes in diagnosin specierum et dispositionem generum*. apud Fortin, Masson et cie.
- Agardh JG (1896) *Analecta algologica, Continuatio III*. Lunds Universitets Års-Skrift, Andra Afdelningen, Kongl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Handlingar. , **32**, 140.
- Airoidi L, Beck MW (2007) Loss, status and trends for coastal marine habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, **45**, 345–405.
- Albérola C, Millot C (2003) Circulation in the French Mediterranean coastal zone near Marseilles: The influence of wind and the Northern Current. *Continental Shelf Research*, **23**, 587–610.
- Alberto F, Raimondi PT, Reed DC *et al.* (2010) Habitat continuity and geographic distance predict population genetic differentiation in giant kelp. *Ecology*, **91**, 49–56.
- Alberto F, Whitmer A, Coelho NC *et al.* (2009) Microsatellite markers for the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Conservation Genetics*, **10**, 1915–1917.
- Andersen T, Carstensen J, Hernandez-Garcia E, Duarte CM (2009) Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 49–57.
- Anderson MJ (2005) Permutational multivariate analysis of variance. *Department of Statistics, University of Auckland, Auckland*.
- Andrew NL, Jones GP (1990) Patch formation by herbivorous fish in a temperate Australian kelp forest. *Oecologia*, **85**, 57–68.
- Andromède Océanologie (2009) Etude et cartographie des biocénoses marines de la rade de Toulon. Evolutions 2009/2001. *Contrat ANDROMEDE OCEANOLOGIE / Communauté d'agglomération Toulon Provence Méditerranée.*, 173.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Ang PO (1985) Studies on the recruitment of *Sargassum* spp. (Fucales: Phaeophyta) in Balibago, Calatagan, Philippines. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **91**, 293–301.
- Arfi R, Arnoux A, Bellan G *et al.* (2000) Impact du grand émissaire de Marseille et de l'Huveaune détournée sur l'environnement marin de Cortiou. Marseille, Centre d'Océanologie de Marseille: Université de la Méditerranée.
- Arnaud-Haond S, Belkhir K (2007) GENCLONE: a computer program to analyse genotypic data, test for clonality and describe spatial clonal organization. *Molecular Ecology Notes*, **7**, 15–17.
- Augier H (1985) Etude biocénotique et cartographique de l'anse de la Plage du Sud (Parc National de Port-Cros, Méditerranée, France). *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, **11**, 23–38.
- Augier H, Boudouresque C. (1967) Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). I. La baie de La Palu. *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille*, **27**, 93–124.
- Augier H, Boudouresque CF (1969) L'île de Port-Cros: enjeu et bilan d'un parc national sous-marin. *Annales de la Société des Sciences Naturelles et d'Archéologie de Toulon, Var*, **21**, 110–133.
- Augier H, Boudouresque C. (1970a) Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). V. – La baie de Port-Man et le problème de la régression de l'herbier de posidonies. *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille*, **31**, 141–164.
- Augier H, Boudouresque C-F (1970b) Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). VI. - Le récif-barrière de posidonies. *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille*, **30**, 221–228.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Augier H, Boudouresque CF (1976) Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc national). XIII. Documents pour la carte des peuplements benthiques. *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, **2**, 9–22.
- Awise JC (2010) Perspective: conservation genetics enters the genomics era. *Conservation Genetics*, **11**, 665–669.
- Bachelot de la Pylaie AJM (1830) Flora de l'Île Terre-Neuve et des Îles Saint Pierre et Miquelon. Livraison [Algae]. Paris: Typographie de A. Firmin Didot, rue Jacob, No. 24.
- Bakker J, Rijswijk MEC van, Weissing FJ, Bijlsma R (2010) Consequences of fragmentation for the ability to adapt to novel environments in experimental *Drosophila* metapopulations. *Conservation Genetics*, **11**, 435–448.
- Ballesteros E (1990a) Structure and dynamics of the community of *Cystoseira zosteroides* (Turner) C. Agardh (Fucales, Phaeophyceae) in the Northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, **54**, 217–299.
- Ballesteros E (1990b) Structure and dynamics of the *Cystoseira caespitosa* Sauvageau (Fucales, Phaeophyceae) community in the North-Western Mediterranean. *Scientia Marina*, **54**, 155–168.
- Ballesteros E (1992) Els vegetals i la zonació litoral: espècies, comunitats i factors que influeixen en la seva distribució. Institut d'Estudis Catalans.
- Ballesteros E, Garrabou J, Hereu B *et al.* (2009) Deep-water stands of *Cystoseira zosteroides* C. Agardh (Fucales, Ochrophyta) in the Northwestern Mediterranean: Insights into assemblage structure and population dynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **82**, 477–484.
- Ballesteros E, Hereu B, Zabala M *et al.* (2002) Rapport mission scandola: *Cystoseira* 2000. *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et des réserves naturelles de Corse*, 95–115.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Ballesteros E, Sala E, Garrabou J, Zabala M (1998) Community structure and frond size distribution of a deep water stand of *Cystoseira spinosa* (Phaeophyta) in the Northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology*, **33**, 121–128.
- Ballesteros E, Torras X, Pinedo S *et al.* (2007) A new methodology based on littoral community cartography dominated by macroalgae for the implementation of the European Water Framework Directive. *Marine pollution bulletin*, **55**, 172–180.
- Balloux F, Lugon-Moulin N (2002) The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, **11**, 155–165.
- Barillé-Boyer AL, Gruet Y, Barillé L, Harin N (2004) Temporal changes in community structure of tide pools following the “Erika” oil spill. *Aquating Living Resources*, **17**, 323–328.
- Bartoli P, Bourgeay-Causse M, Combes C (1997) Parasite transmission via a vitamin supplement. *Bioscience*, 251–253.
- Bateman AJ (1952) Self-incompatibility systems in angiosperms. *Heredity*, **6**.
- Bauchot ML, Hureau JC (1990) Fishbase. Available: <http://www.fishbase.org>. Access Nov 2012.
- Bellan G, Bellan-Santini D (1972) Influence de la pollution sur les peuplements marins de la region de Marseille, Mediterranee nord-orientale. In: *Pollution and sea life* Fishing News (Books).
- Bellan-Santini D (1963) Etude quantitative du peuplement à *Cystoseira stricta* (Montagne) Sauvageau. *Rapport et Procès Verbal de la réunion de la Commission Internationale des Explorations scientifiques en Mer Méditerranée*, **17**, 133–138.
- Bellan-Santini D (1964) Influence de la pollution sur quelques peuplements superficiels de substrat rocheux. In: *CIESMM, Symposium sur la Pollution Marine par les Microorganismes et les Produits Pétroliers, Monaco*, pp. 127–131.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Bellan-Santini D (1965) Etude quantitative du peuplement à *Mytilus galloprovincialis* Lamarck en eau moyennement polluée. *Rapport Commission Internationale Mer Méditerranée*, **18**, 85–89.
- Bellan-Santini D (1966) Influence des eaux polluées sur la flore et la faune marines benthiques dans la région marseillaise. *Techniques et Sciences Municipales*, **7**, 285–292.
- Bellan-Santini D (1968) Conclusions d'une étude quantitative dans la biocénose des algues photophiles en Méditerranée sur les côtes de Provence (France). *Marine Biology*, **1**, 250–256.
- Bellan-Santini D, Bellan G, Bitar G, Harmelin JG, Pergent G (2002) Manuel d'interprétation des types d'habitats marins pour la sélection des sites à inclure dans les inventaires nationaux de sites naturels d'intérêt pour la conservation.
- Bellan-Santini D, Lacaze JC, Poizat C, Pérès JM (1994) Les biocénoses marines et littorales de Méditerranée, synthèse, menaces et perspectives. *Collection patrimoines naturels*.
- Belsher T (1977) Analyse des répercussions de pollutions urbaines sur le macrophytobenthos de méditerranée (Marseille, Port-Vendres, Port-Cros). Centre universitaire de Marseille-Luminy. Université d'Aix-Marseille II.
- Belsher T, Augier H, Boudouresque CF, Coppejans E (1976) Inventaire des algues marines benthiques de la rade et des îles d'Hyères (Méditerranée France). *Travaux Scientifiques du Parc national de Port-Cros*, **2**, 39–89.
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1992) Effects of canopy cover, herbivores and substratum type on patterns of *Cystoseira* spp. settlement and recruitment in littoral rockpools. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **90**, 183–191.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1995) Habitat heterogeneity, sea urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west coast of Italy (western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, **126**, 203–212.
- Benedetti-Cecchi L, Cinelli F (1996) Patterns of disturbance and recovery in littoral rock pools: nonhierarchical competition and spatial variability in secondary succession. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **135**, 145–161.
- Bensimon E, Meze A, Pastore M, Vignes P (1966) Rapports entre la forme et la distribution de quelques algues du littoral varois. In: *Annales de la Société des Sciences Naturelles et d'Archéologie de Toulon*, pp. 3–22.
- Benzie JAH, Ballment E, Chisholm JRM, Jaubert JM (2000) Genetic variation in the green alga *Caulerpa taxifolia*. *Aquatic Botany*, **66**, 131–139.
- Berger R, Henriksson E, Kautsky L, Malm T (2003) Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, **37**, 1–11.
- Bergström L, Berger R, Kautsky L (2003) Negative direct effects of nutrient enrichment on the establishment of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, **38**, 41–46.
- Bernard G, Denis J, Cadiou G *et al.* (2003) Etude du patrimoine marin environnant les domaines départementaux de l'île Verte et du Mugel. Phase I, Synthèse des connaissances existantes. *Contrat Conseil Général 13, GIS Posidonie & IFREMER, GIS Posidonie publ.*, 118.
- Bernard G, Denis J, Deneux F *et al.* (2001) Etude et cartographie des biocénoses de la Rade de Toulon – Rapport de synthèse final. *Contrat d'étude pour le Syndicat Intercommunal de l'Aire Toulonnaise, IFREMER et GIS Posidonie. IFREMER publi., La Seyne*, 150.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Berner L (1931) Contribution à l'étude sociologique des algues marines dans le golfe de Marseille. *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille (mémoire 1)*, **24**, 84 + planches photos.
- Bernstein BB, Williams BE, Mann KH (1981) The role of behavioral responses to predators in modifying urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Marine Biology*, **63**, 39–49.
- Billot C, Engel CR, Rousvoal S, Kloareg B, Valero M (2003) Current patterns, habitat discontinuities and population genetic structure: the case of the kelp *Laminaria digitata* in the English Channel. *Marine Ecology Progress Series*, **253**, 111–121.
- Bitar G (1980) Etude de l'impact de la pollution par un émissaire urbain (collecteur Cortiou) sur les peuplements infralittoraux de substrats durs de la côte sud de Marseilleveyre (Marseille). Aix-Marseille II, Station Marine d'Endoume.
- Bitar G (1982) Influence d'un grand émissaire urbain sur la distribution du zoobenthos de substrat dur dans la région de Marseille (Méditerranée Nord-Occidentale). *Tethys*, **10**, 200–210.
- Blachier J, Meinesz A, de Vaugelas J (1998) Répartition de *Lithophyllum lichenoides* (Rodophyta), de *Cystoseira amentacea* (Chromophyta), de *Patella ferruginea* (Mollusca) dans la Réserve Naturelle des Lavezzi: îlots et littoral de la Pointe Cappicciolu à la pointe de Spérone. *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional de Corse, France*, **57**, 103–141.
- Bonhomme P, Boudouresque C., Bernard G *et al.* (2001) Espèces, peuplements et paysages marins remarquables de la Ciotat, de l'île Verte à la calanque du Capucin (Bouches-du-Rhône, France). *Contrat RAMOGE & GIS Posidonie, Gis Posidonie publ.*, 132.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Bonhomme P, Cadiou G, Bernard G *et al.* (2004a) Espèces, peuplements et paysages marins remarquables du Cap Drammont et de la Corniche d'Anthéor (Var, France). *Contrat RAMOGE & GIS Posidonie, Gis Posidonie publ.*, 78.
- Bonhomme P, Ganteaume A, Bellan G *et al.* (2004b) Etude et cartographie des biocénoses des calanques marines de Marseille à Cassis, y compris l'archipel de Riou. *Contrat GIS Posidonie-IFREMERCOM/GIP Calanques.*, 134.
- Bornet E (1892) Les algues de P.K.A Schousboe. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg*, 165–376 pls I–III.
- Bornet E, Flahault C (1883) Liste des algues maritimes récoltées à Antibes. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **30**, 204–215.
- Bory de Saint-Vincent (1846) *Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841 et 1842*. Imprimerie Royale, Paris.
- Boudouresque CF (1971) Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Tethys*, **3**, 79–104.
- Boudouresque C., Bernard G, Bonhomme P *et al.* (2012) *Protection and conservation of *Posidonia oceanica* meadows*. RAMOGE and RAC/SPA, Tunis.
- Bouzat JL (2010) Conservation genetics of population bottlenecks: the role of chance, selection, and history. *Conservation Genetics*, **11**, 463–478.
- Brawley SH, Johnson LE (1991) Survival of fucoid embryos in the intertidal zone depends upon developmental stage and microhabitat. *Journal of Phycology*, **27**, 179–186.
- Breen PA, Mann KH (1976) Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Marine Biology*, **34**, 137–142.
- Bulleri F, Benedetti-Cecchi L, Acunto S, Cinelli F, Hawkins SJ (2002) The influence of canopy algae on vertical patterns of distribution of low-shore assemblages on rocky

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- coasts in the northwest Mediterranean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **267**, 89–106.
- Burrige TR, Shir MA (1995) The comparative effects of oil dispersants and oil/dispersant conjugates on germination of the marine macroalga *Phyllospora comosa* (Fucales: Phaeophyta). *Marine pollution bulletin*, **31**, 446–452.
- Caballero A (1994) Developments in the prediction of effective population size. *Heredity*, **73**, 657–679.
- Cadiou G, Bonhomme P, Boudouresque C. *et al.* (2006) Etude et cartographie des biocénoses de la partie maritime du sous-site Natura 2000 “Cap Canaille-Grand Caunet”. Phase III rapport final. Contrat Office National des Forêts 13/84, GIS Posidonie/IFREMER/COM. *GIS Posidonie publ. Marseille, France*, 82.
- Canamella A (1968) Etude phytosociologique des horizons superficiels de l’étage infralittoral du port de la Coudourière. DES Sciences Naturelles Thesis. Aix-Marseille.
- Carignan V, Villard M-A (2002) Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental monitoring and assessment*, **78**, 45–61.
- Caro T, Engilis A, Fitzherbert E, Gardner T (2004) Preliminary assessment of the flagship species concept at a small scale. *Animal Conservation*, **7**, 63–70.
- Carpenter SR, Lodge DM (1986) Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic botany*, **26**, 341–370.
- Castagne JLM (1845) *Catalogue des plantes qui croissent naturellement: aux environs de Marseille*. Nicot et Pardigon.
- Castriota L, Andaloro F (2008) First record of the lessepsian fish *Siganus luridus* (Osteichthyes: Siganidae) in the Tyrrhenian Sea. *Marine Biodiversity Records*, **1**, 2.
- Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT *et al.* (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234–242.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Chapman AS, Fletcher RL (2002) Differential effects of sediments on survival and growth of *Fucus serratus* embryos (Fucales, Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, **38**, 894–903.
- Chemineé A, Francour P, Harmelin-Vivien M (2011) Assessment of *Diplodus* spp. (Sparidae) nursery grounds along the rocky shore of Marseilles (France, NW Mediterranean). *Scientia Marina*, **75**, 181–188.
- Cheminée A (2012) Ecological functions, transformations and management of infralittoral rocky habitats from the North-western Mediterranean: the case of fish (Teleostei) nursery habitats. Université de Nice Sophia-Antipolis, Nice.
- Cheminée A, Sala E, Pastor J *et al.* (2013) Nursery value of *Cystoseira* forests for Mediterranean rocky reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **442**, 70–79.
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, **18**, 117–143.
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6. *User manual/tutorial. Plymouth routine in multivariate ecological research. Plymouth Marine Laboratory.*
- Coleman MA, Brawley SH (2005a) Are life history characteristics good predictors of genetic diversity and structure? A case study of the intertidal alga *Fucus spiralis* (Heterokontophyta; Phaeophyceae). *Journal of Phycology*, **41**, 753–762.
- Coleman MA, Brawley SH (2005b) Spatial and temporal variability in dispersal and population genetic structure of a rockpool alga. *Marine Ecology Progress Series*, **300**, 63–77.
- Connell JH, Slatyer RO (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist*, 1119–1144.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Cormaci M, Furnari G, Catra M, Alongi G, Giaccone G (2012) Flora marina bentonica del Mediterraneo: Phaeophyceae. *Bollettino dell'Accademia Gioenia di Scienze Naturali di Catania*, **45**, 1–508.
- Cottalorda JM, Meinesz A, Thibaut T, Chiaverini D (2004) Représentation cartographique de l'abondance de quelques algues et invertébrés sur le littoral des îlots du Rascas et de la Gabinière (Parc National de Port-Cros, Var, France). *Travaux Scientifiques du Parc National de Port-Cros*, 195–209.
- Cowen RK, Gawarkiewicz GG, Pineda J, Thorrold SR, Werner FE (2007) Population connectivity in marine systems: an overview. *Oceanography*, **20**, 14–21.
- Coyer JA, Veldsink JH, Jones K, Stam WT, Olsen JL (2002) Characterization of microsatellite loci in the marine seaweeds, *Fucus serratus* and *F. evanescens* (Heterokontophyta; Fucaceae). *Molecular Ecology Notes*, **2**, 35–37.
- Coyer JA, Peters AF, Stam WT, Olsen JL (2003) Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L.(Phaeophyceae; Fucaceae) populations in Northern Europe. *Molecular Ecology*, **12**, 1817–1829.
- CREOCEAN (2006) Etude biocénétique du milieu marin du Frioul – Réalisation d'une cartographie fine de plusieurs zones. *Contrat Ville de Marseille – Direction de la Qualité de Vie Partagée*, 76.
- Daniel B, Piro S, Charbonnel E, Francour P, Letourneur Y (2009) Lessepsian rabbitfish *Siganus luridus* reached the French Mediterranean coasts. *Cybium*, **33**, 163–164.
- Dayton PK (1985) Ecology of kelp communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 215–245.
- Dayton PK, Currie V, Gerrodette T *et al.* (1984) Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecological Monographs*, **54**, 253–289.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Dayton PK, Tegner MJ, Edwards PB, Riser KL (1998) Sliding baselines, ghosts, and reduced expectations in kelp forest communities. *Ecological Applications*, **8**, 309–322.
- Dayton PK, Tegner MJ, Parnell PE, Edwards PB (1992) Temporal and spatial patterns of disturbance and recovery in a kelp forest community. *Ecological Monographs*, **62**, 421–445.
- Dean T, Jacobsen F, Thies K, Lagos S (1988) Differential effects of grazing by white sea urchins on recruitment of brown algae. *Marine Ecology Progress Series*, **48**, 99–102.
- Dean TA, Schroeter SC, Dixon JD (1984) Effects of grazing by two species of sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus anamesus*) on recruitment and survival of two species of kelp (*Macrocystis pyrifera* and *Pterygophora californica*). *Marine biology*, **78**, 301–313.
- Debeaux O (1873) Enumération des algues marines du littoral de Bastia (Corse). *Revue de Sciences Naturelles*, **2**, 193–205.
- Decrock E (1914) Phytogéographie. II. Végétation marine. *Les Bouches-du-Rhône, Encyclopédie départementale*, **12**, 402J439.
- Denny M (1995) Predicting physical disturbance: mechanistic approaches to the study of survivorship on wave-swept shores. *Ecological Monographs*, **65**, 371–418.
- Desrosiers G, Bellan-Santini D, Brêthes JCF, Willsie A (1990) Variability in trophic dominance of crustaceans along a gradient of urban and industrial contamination. *Marine Biology*, **105**, 137–143.
- Diez I, Secilla A, Santolaria A, Gorostiaga (1999) Phytobenthic intertidal community structure along an environmental pollution gradient. *Marine Pollution Bulletin*, **38**, 463–472.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Draisma SGA, Ballesteros E, Rousseau F, Thibaut T (2010) Dna Sequence Data Demonstrate the Polyphyly of the Genus *Cystoseira* and Other Sargassaceae Genera (phaeophyceae)1. *Journal of Phycology*, **46**, 1329–1345.
- Duby J. (1830) *Aug. pyrami de candolle botanicon Gallicum: seu synopsis plantarum in flora Gallica descriptorum. Plantas cellulares continens*. Desray.
- Duchesne P, Turgeon J (2009) FLOCK: a method for quick mapping of admixture without source samples. *Molecular ecology resources*, **9**, 1333–1344.
- Duchesne P, Turgeon J (2012) FLOCK Provides Reliable Solutions to the “Number of Populations” Problem. *Journal of Heredity*.
- Duggins DO (1980) Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology*, 447–453.
- Earl DA, vonHoldt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*, 1–3.
- El Mousadik A, Petit RJ (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree *Argania spinosa* (L.) Skeels endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics*, **92**, 832–839.
- Engel CR, Brawley SH, Edwards KJ, Serrão EA (2003) Isolation and cross-species amplification of microsatellite loci from the furoid seaweeds *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* and *Ascophyllum nodosum* (Heterokontophyta, Fucaceae). *Molecular Ecology Notes*, **3**, 180–182.
- Engel CR, Daguin C, Serrao EA (2005) Genetic entities and mating system in hermaphroditic *Fucus spiralis* and its close dioecious relative *F. vesiculosus* (Fucaceae, Phaeophyceae). *Molecular ecology*, **14**, 2033–2046.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Engelen A, Olsen J, Breeman A, Stam W (2001) Genetic differentiation in *Sargassum polyceratum* (Fucales: Phaeophyceae) around the island of Curaçao (Netherlands Antilles). *Marine Biology*, **139**, 267–277.
- Epiard-Lahaye M, Pellegrini M, Weiss H (1987) Influence des rythmes émergence-immersion sur le développement des boutures de *Cystoseira stricta* Sauvageau (phéophycées, fucales) en culture. *Botanica marina*, **30**, 259–266.
- Ercegovic A (1952) *Jadranske Cistozire sur les Cystoseira adriatiques*. Institut za Oceanografiju i Ribarstvo, Split.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology*, **14**, 2611–2620.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2005) Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary bioinformatics online*, **1**, 47–50.
- Excoffier L, Lischer HEL (2010) Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, **10**, 564–567.
- Excoffier L, Smouse PE, Quattro JM (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, **131**, 479–491.
- Faircloth BC (2008) msatcommander: detection of microsatellite repeat arrays and automated, locus-specific primer design. *Molecular Ecology Resources*, **8**, 92–94.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**, 1567–1587.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Falush D, Stephens M, Pritchard JK (2007) Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes*, **7**, 574–578.
- Faugeron S, Veliz D, Peralta G *et al.* (2009) Development and characterization of nine polymorphic microsatellite markers in the Chilean kelp *Lessonia nigrescens*. *Molecular Ecology Resources*, **9**, 937–939.
- Feldmann J (1937) *Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères*. Wolf.
- Felsenstein J (1993) PHYLIP: phylogenetic inference package, version 3.5 c.
- Francour P, Ganteaume A, Bodilis P, Cottalorda JM, Soltan D (2003) Etat actuel des fonds du littoral de la ville d'Antibes. *LEML/UNSA publ. Nice*, 1–74.
- Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press.
- Frantz AC, Cellina S, Krier A, Schley L, Burke T (2009) Using spatial Bayesian methods to determine the genetic structure of a continuously distributed population: clusters or isolation by distance? *Journal of Applied Ecology*, **46**, 493–505.
- Frantzis A, Berthon JF, Maggiore F (1989) Relations trophiques entre les oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoidea regularia) et le phytobenthos infralittoral superficiel dans la baie de Port-Cros (Var, France). *Travaux Scientifiques de Parc National de Port-Cros*, **14**, 81–140.
- Fraser C, Thiel M, Spencer H, Waters J (2010) Contemporary habitat discontinuity and historic glacial ice drive genetic divergence in Chilean kelp. *BMC evolutionary biology*, **10**, 203.
- Funk G (1927) *Die Algenvegetation des Golfs von Neapel: nach neueren ökologischen Untersuchungen..* Stazione Zoologica di Napoli.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Gaines SD, Gaylord B, Gerber LR, Kinlan BP (2007) Connecting places, The ecological consequences of dispersal in the sea. *Oceanography*, **20**, 90–99.
- Ganteaume A, Bonhomme P, Ruitton S, Verlaque M, Boudouresque CF (2004) Etat des lieux et potentialités du milieu marin autour des îles Sanguinaires (Corse du Sud). *Contrat GIS Posidonie et Association des Amis du Parc de Corse. GIS Posidonie publ.*, 60.
- Gaston KJ (2010) Biodiversity. In: *Conservation biology for all* (eds Sodhi NS, Ehrlich PR), pp. 27–44.
- Gaylord B, Reed DC, Raimondi PT, Washburn L (2006) Macroalgal spore dispersal in coastal environments: mechanistic insights revealed by theory and experiment. *Ecological Monographs*, **76**, 481–502.
- Gaylord B, Reed DC, Raimondi PT, Washburn L, McLean SR (2002a) A physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated nearshore. *Ecology*, **83**, 1239–1251.
- Gaylord B, Reed DC, Raimondi PT, Washburn L, McLean SR (2002b) A physically based model of macroalgal spore dispersal in the wave and current-dominated nearshore. *Ecology*, **83**, 1239–1251.
- Giaccone G, Alongi G, Pizzuto F, Cossu AVL (1994) La Vegetazione marina bentonica fotofila del Mediterraneo: 2.: Infralitorale e Circalitorale: proposte di aggiornamento. *Bollettino dell'Accademia Gioenia di scienze naturali*, **27**, 111–157.
- Giaccone G, Bruni A (1973) Le Cistoseire e la vegetazione sommersa del Mediterraneo. Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti.
- Gómez Garreta A, Barceló MC, Gallardo T *et al.* (2001) Flora Phycologica Iberica Vol. 1. Fucales. *Universidad de Murcia*.
- Goudet J (2001) FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3).

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Gratiot J, Mannoni PA, Meinesz A (2006) Cartographie des espèces médiolittorales et infralittorales supérieures du pourtour de l'île de Porquerolles (Var). *Contrat Parc National de Port-Cros et GIS Posidonie*. Ed. LEML-UNSA / GIS Posidonie, 24.
- Gratiot J, Mannoni PA, Meinesz A (2007) Cartographie des espèces médiolittorales et infralittorales supérieures du pourtour de l'île de Porquerolles (Var). *Contrat Parc National de Port-Cros et GIS Posidonie*. Ed. LEML-UNSA / GIS Posidonie, 30.
- Gregorius H-R (1978) The concept of genetic diversity and its formal relationship to heterozygosity and genetic distance. *Mathematical Biosciences*, **41**, 253–271.
- Guern M (1962) Embryologie de quelques espèces du genre *Cystoseira* Agardh 1821 (Fucales). *Vie et Milieu, Serie A Biologie Marine*, **13**, 649–679.
- Guglielmi G (1969) Contribution à l'étude des algues du Cap Ferrat. *Diplôme d'Etudes Supérieures : Faculté des Sciences de Nice.*, 100.
- Halliburton R (2004) Introduction to population genetics. Pearson/Prentice Hall.
- Hamel G (1931) Pheophycees de France. *Paris*. xlvii, 432.
- Hamilton M (2011) Population genetics. Wiley-Blackwell. 424.
- Hardy GH (1908) Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, **28**, 49–50.
- Hardy FG, Moss BL (1978) The attachment of zygotes and germlings of *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb.(Phaeophyceae, Fucales). *Phycologia*, **17**, 69–78.
- Harwell MC, Orth RJ (2002) Long-distance dispersal potential in a marine macrophyte. *Ecology* 83(12), 3319–3330.
- Helmuth B, Mieszkowska N, Moore P, Hawkins SJ (2006) Living on the edge of two changing worlds: forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. , **37**, 373–404.
- Hereu B (2004) The role of trophic interactions between fishes, sea urchins and algae in the northwestern Mediterranean rocky infralittoral. PhD thesis, Universitat de Barcelona.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Hereu B, Mangialajo L, Ballesteros E, Thibaut T (2008) On the occurrence, structure and distribution of deep-water *Cystoseira* (Phaeophyceae) populations in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean). *European Journal of Phycology*, **43**, 263–273.
- Highsmith RC (1985) Floating and algal rafting as potential dispersal mechanisms in brooding invertebrates. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **25**, 169–179.
- Hoelzel AR (2010) Looking backwards to look forwards: conservation genetics in a changing world. *Conservation Genetics*, **11**, 655–660.
- Hoffman L, Clarisse S, Detienne X *et al.* (1988) Evolution of the populations of *Cystoseira balearica* (Phaeophyceae) and epiphytic bangiophyceae in the bay of Calvi (Corsica) in the last eight years. *Bulletin de la Société Royale de Liège 57e année*, 263–273.
- Holleley CE, Geerts PG (2009) Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR. *BioTechniques*, **46**, 511–517.
- Holon F, Descamp P (2007) Cartographie et analyse des biocénoses marines entre Antibes et Cap-d'Ail.
- Holon F, Descamp P (2008) Etude de l'écologie marine - Etude complémentaire au contrat de baie des Golfes de Lérins.
- Hurlbert SH (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**, 577–586.
- Huve H (1960) Résultats sommaires de l'étude expérimentale de la réinstallation d'un peuplement à *Cystoseira stricta* (Mont.) Sauv. *Rapport et Procès Verbal de la Réunion de la Commission Internationale Exploration Scientifique de la Mer Méditerranéenne*, **15**, 121–125.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Huvé H (1972) Aperçu sur la distribution en mer Egée de quelques espèces du genre *Cystoseira* (Phéophycées, Fucales). *Bulletin de la Société Phycologique de France*, **17**, 22–37.
- Jaffrenou F, Bonnin A, Charrier S (1996) Répartition d'algues remarquables de la frange littorale du Cap Ferrat (Alpes-Maritimes). *Riviera Scientifique*, 41–46.
- Jarne P, Lagoda PJJ (1996) Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 424–429.
- Jensen JL, Bohonak AJ, Kelley ST (2005) Isolation by distance, web service. *BMC genetics*, **6**, 13.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**, 373–386.
- Kalinowski ST (2010) The computer program STRUCTURE does not reliably identify the main genetic clusters within species: simulations and implications for human population structure. *Heredity*, **106**, 625–632.
- Kaufman SR, Smouse PE, Alvarez-Buylla ER (1998) Pollen-mediated gene flow and differential male reproductive success in a tropical pioneer tree, *Cecropia obtusifolia* Bertol. (Moraceae): a paternity analysis. *Heredity*, **81**, 164–173.
- Kendrick GA, Walker DI (1995) Dispersal of propagules of *Sargassum* spp. (Sargassaceae: Phaeophyta): Observations of local patterns of dispersal and consequences for recruitment and population structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **192**, 273–288.
- Kennelly S (1987) Physical disturbances in an Australian kelp. *Marine Ecology Progress Series*, **40**, 145–153.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Kestelman V (2012) Structuration génétique spatiale des populations de *Cystoseira amentacea* var. *stricta* (Phaeophyceae, Fucales) à petite échelle. Université de Nice Sophia Antipolis, Nice. 27
- Kimura M (1985) The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press.
- Kinlan BP (2007) Quantitative spatial ecology of benthic ecosystems in temperate coastal upwelling zones. PhD Thesis. University of California Santa Barbara.
- Knoepffler-Peguy M, Maggiore F, Boudouresque CF, Dance C (1987) Compte rendu d'une expérience sur les préférences alimentaires de *Paracentrotus lividus* (Echinoidea) à Banyuls-sur-Mer. In: , pp. 59–64.
- Komiyama A, Ong JE, Pongpam S (2008) Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany*, **89**, 128–137.
- Korpinen S, Jormalainen V (2008) Grazing and nutrients reduce recruitment success of *Fucus vesiculosus* L.(Fucales: Phaeophyceae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **78**, 437–444.
- Kusumo HT, Druehl LD (2000) Variability over space and time in the genetic structure of the winged kelp *Alaria marginata*. *Marine Biology*, **136**, 397–409.
- Lauret M, Oheix J, Derolez V, Laugier T (2011) Guide de reconnaissance et de suivi des macrophytes des lagunes du Languedoc-Roussillon. , 1–148.
- Leakey R, Lewin R (1996) *The sixth extinction: biodiversity and its survival*. Anchor Books.
- Leblond J (2010) Inventaire biologique, analyse écologique et cartographie des habitats marins patrimoniaux du site Natura 2000 FR9301996 « Cap Ferrat ». *Rapport Master 2 IEGB – Université Montpellier 2*, 20.
- Ledoux JB, Mokhtar-Jamāi K, Roby C *et al.* (2010) Genetic survey of shallow populations of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758): new insights into

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- evolutionary processes shaping nuclear diversity and implications for conservation. *Molecular Ecology*, **19**, 675–690.
- Lejeusne C, Chevaldonné P (2006) Brooding crustaceans in a highly fragmented habitat: the genetic structure of Mediterranean marine cave-dwelling mysid populations. *Molecular ecology*, **15**, 4123–4140.
- Loveless MD, Hamrick JL (1984) Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual review of ecology and systematics*, 65–95.
- Lu TT, Williams SL (1994) Genetic diversity and genetic structure in the brown alga *Halidrys dioica* (Fucales: Cystoseiraceae) in Southern California. *Marine Biology*, **121**, 363–371.
- Lundberg B, Golani D (1995) Diet Adaptations of Lessepsian Migrant Rabbitfishes, *Siganus luridus* and *S. rivulatus*, to the Algal Resources of the Mediterranean Coast of Israel. *Marine Ecology*, **16**, 73–89.
- Maggi E, Bulleri F, Bertocci I, BenedettiCecchi L (2012) Competitive ability of macroalgal canopies overwhelms the effects of variable regimes of disturbance. *Marine Ecology Progress Series*, **465**, 99–109.
- Mangialajo L, Chiantore M, CattaneoVietti R (2008) Loss of fucoid algae along a gradient of urbanisation, and structure of benthic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, **358**, 63–74.
- Mangialajo L, Chiantore M, Susini ML *et al.* (2012) Zonation patterns and interspecific relationships of fucoids in microtidal environments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **412**, 72–80.
- Mann KH (1977) Destruction of kelp-beds by sea-urchins: A cyclical phenomenon or irreversible degradation? *Helgoland Marine Research*, **30**, 455–467.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Manni F, Guerard E, Heyer E (2004) Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology*, **76**, 173–190.
- Mari X, Meinesz A, de Vaugelas J (1998) Répartition de *Lithophyllum lichenoides* (Rhodophyta), de *Cystoseira amentacea* (Chromophyta), de *Patella ferruginea* (Mollusca) et des zones polluées par les hydrocarbures de l'île Lavezzi (Réserve Naturelle des Lavezzi-Corse). *Travaux Scientifiques du Parc Naturel Régional de Corse, France*, **57**, 145–162.
- Marrion (1883) Ulves très communes et moules.
- Martínez EA, Cardenas L, Figueroa C, Vidal RU, Billot C (2005) Microsatellites of *Laminaria digitata* tested in *Lessonia nigrescens*: evaluation and improvement of cross amplification between kelps of two different families. *Journal of Applied Phycology*, **17**, 245–253.
- May RM (1973) *Complexity and stability in model ecosystems*. Princeton University Press, New Jersey.
- Mayr E (1942) *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press.
- McCann KS (2000) The diversity–stability debate. *Nature*, **405**, 228–233.
- Meine C (2010) Conservation biology: past and present. In: *Conservation biology for all* (eds Sodhi NS, Ehrlich PR), pp. 7–26.
- Meinesz A, Boudouresque CF, Falconetti C *et al.* (1983) Normalisation des symboles pour la représentation et la cartographie des biocénoses benthiques littorales de Méditerranée. *Annales de l'Institut Océanographique de Paris*, **59**, 155–172.
- Meinesz A, Cottalorda JM, de Vaugelas J (1994) Valorisation du domaine maritime de la commune de Vallauris-Golfe Juan. Rapport final. *Ed. LEML-UNSA*, 127.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Meinesz A, De Vaugelas J, Chiaverini D *et al.* (1999) Représentation cartographique de l'abondance de quelques algues et invertébrés du littoral de la réserve naturelle de Scandola (Corse). *Laboratoire Environnement Marin Littoral, UNSA*, **69**, 1–8.
- Meinesz A, de Vaugelas J, Cottalorda JM *et al.* (2000a) Flore, faune et écosystèmes sous-marins du littoral de Nice. *Ed. LEML-UNSA*, 167.
- Meinesz A, Cottalorda JM, Chiaverini D, de Vaugelas J (2000b) Représentation cartographique de l'abondance de quelques algues et invertébrés du littoral de la face nord du Parc National de Port-Cros. *Ed. LEML-UNSA / GIS Posidonie*, 22.
- Meinesz A, Cottalorda JM, Thibaut T, Chiaverini D, de Vaugelas J (2000c) Représentation cartographique de l'abondance de différentes algues et invertébrés du littoral de la face Est de l'Ile de Port-Cros (Parc national). *Ed. LEML-UNSA / GIS Posidonie*, 9.
- Meinesz A, Belsher T, Thibaut T *et al.* (2001a) The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological invasions*, **3**, 201–210.
- Meinesz A, Chiaverini D, Cottalorda JM *et al.* (2001b) Représentation cartographique de l'abondance de quelques algues et invertébrés du littoral de la face Sud du Parc National de Port-Cros. *Ed. LEML-UNSA*, 27.
- Meinesz A, Cottalorda JM, Chiaverini D, de Vaugelas J (2001c) Représentation cartographique de l'abondance de quelques algues et invertébrés du littoral de l'îlot de Bagaud (Parc National de Port-Cros). *Ed. LEML-UNSA / GIS Posidonie*, 10.
- Meinesz A, Javel F, Cottalorda JM *et al.* (2004) Cartographie des espèces médiolittorales et infralittorales supérieures des falaises de Bonifacio (Corse-du-Sud) – Mission 2003 – Rapport intermédiaire. *Contrat Office de l'Environnement de la Corse – GIS Posidonie. GIS Posidonie – LEML-UNSA publ.*, 14.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Meinesz A, Javel F, Longepierre S, Vaugelas J de, Garcia D (2006) Inventaire et impact des aménagements gagnés sur le domaine marin-côtes méditerranéennes françaises. Laboratoire ECOMERS, Université de Nice Sophia Antipolis, Nice.
- Meinesz C, Soulet C, Bottin L *et al.* (2010) Evolution des espèces médiolittorales dans la zone de protection intégrale de la Réserve naturelle de Scandola, Corse. *Ed. ECOMERS / UNS*, 72.
- Meinesz A, Blanfuné A, Chancollon O *et al.* (2013) Côtes méditerranéennes françaises : inventaire et impacts des aménagements gagnés sur la mer. Université de Nice Sophia Antipolis, Nice.
- Menge BA, Branch GM (2001) Rocky intertidal communities. *Marine community ecology*, 221–251.
- Meeûs TD, Guégan J-F, Teriokhin AT (2009) MultiTest V.1.2, a program to binomially combine independent tests and performance comparison with other related methods on proportional data. *BMC Bioinformatics*, **10**, 443.
- Mills LS, Soule ME, Doak DF (1993) The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, **43**, 219–224.
- Mokhtar-Jamaï K, Pascual M, Ledoux JB *et al.* (2011) From global to local genetic structuring in the red gorgonian *Paramuricea clavata*: the interplay between oceanographic conditions and limited larval dispersal. *Molecular Ecology*, **20**, 3291–3305.
- Molinier R (1958) Le massif de la Sainte-Baume. Considérations d'ensemble d'après la nouvelle carte au 1/20 000e. *Bulletin du muséum d'Histoire naturelle de Marseille*, 45–104.
- Molinier R (1960) Etude des biocénoses marines du Cap Corse. *Plant Ecology*, **9**, 217–312.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Montagne JFC (1846) *Flore d'Algérie. Ordo I. Phyceae Fries. In: Exploration scientifique de l'Algérie pendant les années 1840, 1841, 1842*. Durieu De Maisonneuve, M.C.
- Nei M, Li W-H (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **76**, 5269–5273.
- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution*, **29**, 1.
- Norton TA (1992) Dispersal by macroalgae. *British Phycological Journal*, **27**, 293–301.
- Oddou-Muratorio S, Petit RJ, Le Guerroue B, Guesnet D, Demesure B (2001) Pollen-versus seed-mediated gene flow in a scattered forest tree species. *Evolution*, **55**, 1123–1135.
- Ollivier G (1929) *Etude de la flore marine de la Côte d'Azur*. E. Blondel La Rougery.
- Olsen JL, Sadowski G, Stam WT, Veldsink JH, Jones K (2002) Characterization of microsatellite loci in the marine seaweed *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae; Fucales). *Molecular Ecology Notes*, **2**, 33–34.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, WILLS DPM, Shipley P (2004) MICROCHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*, **4**, 535–538.
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology*, **4**, 347–354.
- Paine RT (1969) A note on trophic complexity and community stability. *American naturalist*, 91–93.
- Paine RT (1995) A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology*, 962–964.
- Papenfuss GF (1968) A history, catalogue, and bibliography of Red Sea benthic algae. , **17**, 1–118 + 1 carte.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Peakall ROD, Smouse PE (2005) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 288–295.
- Pellegrini L, Valls R, Pellegrini M (1997) Chimiotaxonomie et marqueurs chimiques dans les algues brunes. *Lagascalia*, **19**, 145–164.
- Pérès JM (1967) The mediterranean benthos. *Oceanography and Marine Biology: an annual review*, **5**.
- Peres JM, Picard J (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique en Mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **31**, 137.
- Pergent-Martini C, Rico-Raimondino V, Pergent G (1994) Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean Basin. *Marine Biology*, **120**, 9–15.
- Pignatti S (1962) Associazioni di alghe marine sulla costa veneziana. *Memorie del Reale Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti*, **32**, 134.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet J-M *et al.* (2004) GENECLASS2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity*, **95**, 536–539.
- Polovina JJ (1984) Model of a coral reef ecosystem. *Coral reefs*, **3**, 1–11.
- Price JH, John DM, Lawson GW, John DM (1978) Seaweeds of the Western Coast of Tropical Africa and Adjacent Islands: A Critical Assessment: II, Phaeophyta. *Bulletin British Museum Natural History (Botany)*, **6**, 87–182.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945–959.
- Pritchard JK, Wen X, Falush D (2009) Documentation for structure software: Version 2.3. *University of Chicago, Chicago*, 1–37.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of heredity*, **86**, 248–249.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Reed DC, Amsler CD, Ebeling AW (1992) Dispersal in Kelps: Factors Affecting Spore Swimming and Competency. *Ecology*, **73**, 1577.
- Reed DC, Kinlan BP, Raimondi PT *et al.* (2006) A metapopulation perspective on the patch dynamics of giant kelp in Southern California. *Marine metapopulations*, 352–386.
- Reed D, Rassweiler A, Arkema K (2009) Density derived estimates of standing crop and net primary production in the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Marine Biology*, **156**, 2077–2083.
- Relini G, Giaccone G (2009) Priority habitats according to the SPA/BIO protocol (Barcelona Convention) present in Italy. Identification sheets. *Biology Marine Méditerranée*, 372.
- Ribera MA, Gomez Garreta A, Gallardo T *et al.* (1992) Check-list of Mediterranean seaweeds. I. Fucophyceae (Warming, 1884). *Botanica marina*, **35**, 109–130.
- Richerd S, Couvet D, Valéro M (1993) Evolution of the alternation of haploid and diploid phases in life cycles. II. Maintenance of the haplo-diplontic cycle. *Journal of Evolutionary Biology*, **6**, 263–280.
- Roberge JM, Angelstam P (2004) Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology*, **18**, 76–85.
- Robvieux P, Videment J, Ribout C *et al.* (2012) First characterization of eight polymorphic microsatellites for *Cystoseira amentacea* var. *stricta* (Fucales, Sargassaceae). *Conservation Genetics Resources*, **4**, 923–925.
- Rodriguez-Prieto C, Polo L (1996) Effects of sewage pollution in the structure and dynamics of the community of *Cystoseira mediterranea* (Fucales, Phaeophyceae). *Scientia Marina (Barcelona)*, **60**, 253–263.
- Rozen S, Skaletsky H (2000) Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. *Methods Mol Biol*, **132**, 365–386.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Ruitton S, Bonhomme D, Bonhomme P, Cadiou G, Emery E, Harmelin JG, Hervé G, Kantin R *et al.* (2007a) Etude et cartographie des biocénoses du milieu marin de l'île de Porquerolles (Var, France). *Contrat Parc national de Port-Cros & GIS Posidonie - IFREMER, GIS Posidonie publ., Phase 3 – Rapport final*, 153.
- Ruitton S, Bonhomme D, Bonhomme P, Cadiou G, Emery E, Harmelin JG, Hervé G, Kantin R (2007b) Etude et cartographie des biocénoses du milieu marin de l'île du Levant (Var, France). *Contrat Parc national de Port-Cros & GIS Posidonie - IFREMER, GIS Posidonie publ., Phase 3 – Rapport final.*, 163.
- Rull Lluch J, Gómez Garreta A (1989) Distribución de las algas epífitas sobre los ejemplares de *Cystoseira mediterranea* Sauv. In: *Annales del Jardin Botánico de Madrid*. 99–106.
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, **4**, 406–425.
- Sala E (1997) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Marine Biology*, **129**, 531–539.
- Sala E, Boudouresque CF, Harmelin-Vivien M (1998) Fishing, trophic cascades, and the structure of algal assemblages: evaluation of an old but untested paradigm. *Oikos*, 425–439.
- Sala E, Kizilkaya Z, Yildirim D, Ballesteros E (2011) Alien marine fishes deplete algal biomass in the eastern Mediterranean. *PloS one*, **6**, e17356.
- Sales M, Ballesteros E (2011) Seasonal dynamics and annual production of *Cystoseira crinita* (Fucales: Ochrophyta)-dominated assemblages from the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina*, **76**, 391–401.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Sales M, Cebrian E, Tomas F, Ballesteros E (2011) Pollution impacts and recovery potential in three species of the genus *Cystoseira* (Fucales, Heterokontophyta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Santelices B (1990) Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **28**, 177–276.
- Sauvageau C (1912) À propos des *Cystoseira* de banyuls et de guethary. Bull. St. Biol. Arcachon.
- Sauvageau C (1915) Sur les débuts du développement d'une Laminaires (*Saccorhiza bulbosa*).
- Schiel DR, Taylor DI (1999) Effects of trampling on a rocky intertidal algal assemblage in southern New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **235**, 213–235.
- Schneider CW, Lane CE (2007) Notes on the marine algae of the Bermudas. 8. Further additions to the flora, including *Griffithsia aestivana* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) and an update on the alien *Cystoseira compressa* (Sargassaceae, Heterokontophyta). *Botanica Marina*, **50**, 128–140.
- Schonewald-Cox CM, Chambers SM, MacBryde B, Thomas WL (1984) Genetics and conservation. Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc.
- Schopfer CR, Nasrallah ME, Nasrallah JB (1999) The Male Determinant of Self-Incompatibility in Brassica. *Science*, **286**, 1697–1700.
- Serrao EA, Pearson G, Kautsky L, Brawley SH (1996) Successful external fertilization in turbulent environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**, 5286–5290.
- Sfriso A (2011) Ochrophyta (Phaeophyceae & Xanthophyceae). *Ambiente di transizione italiani e litorali adiacenti.*, 234 pls 1–51.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications*, **13**, 159–169.
- Silva PC, Basson PW, Moe RL (1996) *Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean*. University of California Press.
- Simberloff D (1998) Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological conservation*, **83**, 247–257.
- Slatkin M (1985) Gene flow in natural populations. *Annual review of ecology and systematics*, 393–430.
- Smith SDA (2002) Kelp rafts in the Southern Ocean. *Global Ecology and Biogeography*, **11**, 67–69.
- Sodhi NS, Ehrlich PR (2010) *Conservation biology for all*. Oxford University Press Oxford, UK.
- Soltan D (2001) Etude de l'incidence de rejets urbains sur les peuplements superficiels de macroalgues en Méditerranée nord-occidentale. PhD Thesis. Université d'Aix-Marseille II.
- Soltan D, Verlaque M, François Boudouresque C, Francour P (2001) Changes in macroalgal communities in the vicinity of a Mediterranean sewage outfall after the setting up of a treatment plant. *Marine Pollution Bulletin*, **42**, 59–70.
- Speidel M, Harley CDG, Wonham MJ (2001) Recovery of the brown alga *Fucus gardneri* following a range of removal intensities. *Aquatic Botany*, **71**, 273–280.
- Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ *et al.* (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation*, **29**, 436–459.
- Stergiou KI (1988) Feeding habits of the Lessepsian migrant *Siganus luridus* in the eastern Mediterranean, its new environment. *Journal of Fish Biology*, **33**, 531–543.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Sunnucks P (2000) Efficient genetic markers for population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 199–203.
- Susini ML (2006) Statut et biologie de *Cystoseira amentacea* var. *stricta*. PhD thesis. University of Nice-Sophia Antipolis.
- Susini ML, Thibaut T, Meinesz A, Forcioli D (2007) A preliminary study of genetic diversity in *Cystoseira amentacea* (C. Agardh) Bory var. *stricta* Montagne (Fucales, Phaeophyceae) using random amplified polymorphic DNA. *Journal Information*, **46**, 406–411.
- Takezaki N, Nei M, Tamura K (2010) POPTREE2: Software for constructing population trees from allele frequency data and computing other population statistics with Windows interface. *Molecular biology and evolution*, **27**, 747–752.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N *et al.* (2011) MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular biology and evolution*, **28**, 2731–2739.
- Taskin E, Jahn R, Öztürk M, Furnari G, Cormaci M (2012) The Mediterranean *Cystoseira* (with photographs). Manisa, Turkey.
- Tatarenkov A, Jönsson RB, Kautsky L, Johannesson K (2007) Genetic structure in population of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) over spatial scales from 10m to 800 Km. *Journal of Phycology*, **43**, 675–685.
- Taylor DI, Schiel DR (2003) Wave-related mortality in zygotes of habitat-forming algae from different exposures in southern New Zealand: the importance of “stickability.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **290**, 229–245.
- Thibaut T, Pinedo S, Torras X, Ballesteros E (2005a) Long-term decline of the populations of Fucales (*Cystoseira* spp. and *Sargassum* spp.) in the Alberes coast (France, North-western Mediterranean). *Marine Pollution Bulletin*, **50**, 1472–1489.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Thibaut T, Hereu B, Susini M-L, Cottalorda JM, Javel F (2005b) Inventaire et cartographie des peuplements de Fucales du Parc National de Port-Cros. *GIS Posidonie/ Univ. Nice Sophia-Antipolis*, 29.
- Thibaut T, Mannoni PA (2007) Cartographie des paysages marins: encorbellements à Lithophyllum et faciès à Cystoseires. Site Natura 2000 FR 9301624-Cap Lardier–Cap Taillat–Cap Camarat. *Contrat GIS Posidonie & Observatoire du Littoral des Maures, ECOMERS publ., Nice*.
- Thibaut T, Markovic L, Blanfuné A (2010) Préfiguration du réseau macroalgues – Bassin Rhône Méditerranée Corse – Application de la directive Cadre Eau - Rapport d'état écologique des masses d'eau. Littoral rocheux de la Corse. *Contrat Agence de l'Eau RMC – UNSA*.
- Thibaut T, Meinesz A, Bottin L, Videment J (2008) Inventaire des Fucales des cuvettes de l'archipel des Lavezzi (Réserve Naturelle des Bouches de Bonifacio). *Contrat Agence de l'Eau RMC – UNSA*.
- Thibaut T, Meinesz A, Coquillard P (2004) Biomass seasonality of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea. *Aquatic botany*, **80**, 291–297.
- Thuret G (1854) Recherches sur le zoospores des algues et les anthéridies des cryptogames.
- Toonen RJ, Hughes S (2001) Increased throughput for fragment analysis on an ABI PRISM® 377 automated sequencer using a membrane comb and strand software. *Biotechniques*, **31**, 1320–1325.
- Tremblin G, Coudret A, Baghdadli A (1986) Photosynthèse apparente et installation chez deux cystoseires méditerranéennes: *Cystoseira stricta* et *Cystoseira crinita* (Phéophycées Fucales); effets de la lumière, de la température et de la salinité. *Cryptogamie. Algologie*, **7**, 291–300.

Chapitre VIII : Références bibliographiques

- Vadas R, Wright WA, Miller SL (1990) Recruitment of *Ascophyllum nodosum*: wave action as a source of mortality. *Marine Ecology-Progress Series*, **61**, 263.
- Vadas S, Wright WA, Beal BF (2004) Biomass and productivity of intertidal rockweeds (*Ascophyllum nodosum* LeJolis) in Cobscook Bay. *Northeastern Naturalist*, **11**, 123–142.
- Vaugelas J de, Chiaverini D, Meinesz A, Pietri F (1998) Cartes des principaux substrats et biocénoses de la Réserve naturelle des Lavezzi. *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et des réserves naturelles de Corse*, **57**, 171–176.
- Velimirov B (1984) Grazing of *Sarpa salpa* L. on *Posidonia oceanica* and utilization of soluble compounds. In: pp. 381–387. GIS Posidonie, Marseille, France.
- Vergés A, Alcoverro T, Ballesteros E (2009) Role of fish herbivory in structuring the vertical distribution of canopy algae *Cystoseira* spp. in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **375**, 1–11.
- Vergés A, Vanderklift MA, Doropoulos C, Hyndes GA (2011) Spatial Patterns in Herbivory on a Coral Reef Are Influenced by Structural Complexity but not by Algal Traits. *PLoS ONE*, **6**, e17115.
- Verlaque M, Tine J (1979) Végétation marine de Toulon (Var, France). *Grande rade et rade Abri. Laboratoire Biologie Végétale. Marseille-Luminy*.
- Verlaque M, Nedelec H (1983) Biologie de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) sur substrat rocheux en Corse (Méditerranée, France): alimentation des adultes. *Vie et milieu*, **33**, 191–201.
- Verlaque M (1987) Contribution à l'étude du phytobenthos d'un écosystème photophile thermophile marin en Méditerranée Occidentale. *Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille*, **11**, 389.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

- Verlaque M (1990) Végétation marine de la Corse (Méditerranée). VIII: documents pour la flore des algues. *Vie et milieu*, **40**, 79–92.
- Verlaque M, Ballesteros E, Sala E, Garrabou J (1999) *Cystoseira jabukae* (Cystoseiraceae, Fucophyceae) from Corsica (Mediterranean) with notes on the previously misunderstood species *C. funkii*. *Phycologia*, **38**, 77–86.
- Wahlund S (1928) Zusammensetzung Von Populationen Und Korrelationserscheinungen Vom Standpunkt Der Vererbungslehre Aus Betrachtet. *Hereditas*, **11**, 65–106.
- Wake DB, Vredenburg VT (2008) Colloquium Paper: Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11466–11473.
- Waples RS, Gaggiotti O (2006) INVITED REVIEW: What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Molecular Ecology*, **15**, 1419–1439.
- Weinberg W (1908) *Über den nachweis der vererbung beim menschen*.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1358–1370.
- Williams SL, Fiori RE (1996) Genetic diversity and structure in *Pelvetia fastigiata* (Phaeophyta: Fucales): does a small effective neighborhood size explain fine-scale genetic structure? *Marine Biology*, **126**, 371–382.
- Wright S (1931) Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, **16**, 97–159.
- Zane L, Bargelloni L, Patarnello T (2002) Strategies for microsatellite isolation: a review. *Molecular ecology*, **11**, 1–16.
- Zar JH (2010) *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall/Pearson.

ANNEXE 1
LOCALISATIONS HISTORIQUES DE
CYSTOSEIRA AMENTACEA VAR. STRICTA,
C. BARBATA, C. CRINITA ET
C. FOENICULACEA F. TENUIRAMOSA

A1.1 Localisations historiques dans les Alpes-Maritimes

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1840	Nice (vers le port)	Nice	Herbier Saint-Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue sauf au Cap de Nice et à Cocobeach
<i>Cystoseira amentacea</i>	1840	Antibes	Antibes	Herbier Saint-Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1856	Ile Sainte Marguerite, Cannes	Cannes	Herbier Sauvageau, part n°SA5028, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1859	Roquebrune-Cap-Martin	Roquebrune-Cap-Martin	Bonfils	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1866	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA5032, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1871	Nice (vers le port)	Nice	Sarato	Disparue sauf au Cap de Nice et à Cocobeach
<i>Cystoseira amentacea</i>	1883	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA5029, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1883	rochers battus sur toute la côte	Antibes	Bornet et Flahaut 1883	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1890	Cocobeach, Nice	Nice	Algues Vertes 1890-1910 Nice, Muséum d'Histoire Naturelle de Nice, part n°77, 82 et 84	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1898	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA5031, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1912	Nice (vers le port)	Nice	Herbier Camous, Algues Marines Vol. 1, Muséum d'Histoire Naturelle de Nice	Disparue sauf au Cap de Nice et à Cocobeach
<i>Cystoseira amentacea</i>	1924	Menton, proche de la frontière italienne	Menton	Raphélis 1924	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1924	La Réserve, Cannes	Cannes	Raphélis 1924	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1924	Au pied du Fort Vauban, Cannes	Cannes	Raphelis 1924	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1924	Au pied du Fort Vauban, Cannes	Cannes	Raphelis 1924	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1924	Au pied du Fort Vauban, Cannes	Cannes	Raphelis 1924	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1927	Monte-Carlo, Monaco	Monaco	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1927	Fontvieille, Monaco	Monaco	Ollivier 1929	Populations toujours présente mais fragmentée

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1927	Le Cap Martin, les rochers de la baie de Roquebrune-Cap-Martin, jusqu'à la pointe de la Veille	Roquebrune-Cap-Martin	Ollivier 1929	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1927	Cap d'Ail à Eze-sur-Mer	Eze-sur-Mer	Ollivier 1929	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1927	Cap Roux, Eze-sur-Mer	Eze-sur-Mer	Ollivier 1929	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1928	Au bout de l'embarcadere de Villefranche-sur-Mer	Villefranche-sur-Mer	Carnet de récolte de Feldmann, part n°775, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1928	Le Graillon, Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1928	Eden Roc, Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931	Rade Villefranche-sur-Mer	Villefranche-sur-Mer	Ollivier in Hamel 1931-1939	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931	d'Antibes à Menton		Berner 1931	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1938	Embarcadere du port de Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Carnet de récolte de Feldmann, part n°4212, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1954	Cap Ferrat - Pointe Ste-Hospice	Saint-Jean-Cap Ferrat	Gilet 1954c	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Embarcadere du port de Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Carnet de récolte de Feldmann, part n°10953, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Pointe Graille, Le Crouton, Antibes	Antibes	Carnet de récolte de Feldmann, part n°10967, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Pointe Graille, Le Crouton, Antibes	Antibes	Carnet de récolte de Feldmann, part n°10966, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1968	Pointe des Fourmis, Beaulieu-sur-Mer	Beaulieu-sur-Mer	Guglielmi 1969	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1968	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Guglielmi 1969	Toujours présente

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1974	Pointe du Colombier, Villefranche-Sur-Mer	Villefranche-sur-Mer	Herbier Meinesz, Classeur Fucales Cystoseira Med, part n°MPCYS0982, E.A. 4228 ECOMERS, Université Nice Sophia Antipolis	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1980	Sur les rochers devant la Villa Kerylos, Beaulieu-Sur-Mer	Beaulieu-sur-Mer	Herbier Meinesz, Classeur Fucales Cystoseira Med, part n°MPCYS0981, E.A. 4228 ECOMERS, Université Nice Sophia Antipolis	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1890-1910	Rade Villefranche-sur-Mer	Villefranche-sur-Mer	Algues Vertes 1890-1910 Nice, Museum d'Histoire Naturelle de Nice	Disparue sauf à la pointe se situant avant les Marinières
<i>Cystoseira amentacea</i>	1890-1911	Cap de Nice	Nice	Algues Vertes 1890-1910 de Nice, Museum d'Histoire Naturelle de Nice	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Nice (vers le port)	Nice	Risso in Hamel 1931-1939	Disparue sauf au Cap de Nice et à Cocobeach
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Antibes	Antibes	Thuret et Bornet in Hamel 1931-1939	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Cannes	Cannes	Raphélis in Hamel 1931-1939 (il cite Raphelis Alg de France n°126)	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>		d'Antibes à Menton		Ollivier 1929	Toujours présente
<i>Cystoseira barbata</i>	1825	Côtes de Nice	Nice	Herbier Sauvageau, part n°SA4177, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1826	Côtes de Nice	Nice	Herbier Montagne, part n°MA7774, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1840	Antibes	Antibes	Herbier Saint-Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	ante 1846	Nice	Nice	Herbier Montagne, part n°MA7663, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1852	Antibes	Antibes	Herbier Huvé, part n°H1180, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira barbata</i>	1852	Antibes	Antibes	Herbier Huvé, part n°H1181, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1855	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA4176, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1859	Roquebrune-Cap-Martin	Roquebrune-Cap-Martin	Bonfils	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1883	Anse de la Grenille, Antibes	Antibes	Bornet et Flahaut 1883	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1890	Nice	Nice	Herbier Algues Vertes 1890-1910 de Nice, part n°83, Museum d'Histoire Naturelle de Nice	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1890	Nice	Nice	Herbier Algues Vertes 1890-1910 de Nice, part n°92, Museum d'Histoire Naturelle de Nice	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1905	Roquebrune-Cap-Martin	Roquebrune-Cap-Martin	Bonfils	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1912	Nice	Nice	Herbier Camous, Algues Marines Vol 1, Museum d'Histoire Naturelle de Nice	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1924	Sortie du port, Golfe Juan	Golfe Juan	Raphélis 1924	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1924	Croisette, Cannes	Cannes	Raphélis 1924	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1924	Rocher de la Peyrette, Cannes	Cannes	Raphélis 1924	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	Beaulieu-sur-Mer	Beaulieu-sur-Mer	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	Pointe du Colombier, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	Passable, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Herbier Feldmann, Classeur 35-10, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	Passable, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Carnet de récolte Feldmann, part n°795, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	Passable, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	A l'est d'Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1928	A l'ouest d'Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Encore présente
<i>Cystoseira barbata</i>	1968	Anse de la Fourmi, Beaulieu-sur-Mer	Beaulieu-sur-Mer	Gugliemi 1969	Disparue

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira barbata</i>	1968	Pointe du Colombier, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Gugliemi 1969	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1968	Mouillage Espalmador, Villefranche-sur-Mer	Villefranche-sur-Mer	Gugliemi 1969	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1974	Pointe du Colombier, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Herbier Meinesz, part n°MPCYS0998, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1983	Le Crouton, Antibes	Antibes	Herbier Meinesz, part n°MPCYS1000, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Encore présente
<i>Cystoseira barbata</i>	1983	Le Crouton, Antibes	Antibes	Herbier Meinesz, part n°MPCYS1001, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Encore présente
<i>Cystoseira barbata</i>	1931-1939	Beaulieu-sur-Mer	Beaulieu-sur-Mer	Hamel 1931-1939	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1931-1939	Nice	Nice	Hamel 1931-1939	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1931-1939	Antibes	Antibes	Hamel 1931-1939 (il cite Thuret & Bornet)	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1826	Nice	Nice	Herbier Thuret, part n°TA7381, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1840	Golfe Juan	Golfe Juan	Herbier Saint Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1874	Antibes	Antibes	Herbier Thuret, part n°TA7379, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1874	Antibes	Antibes	Herbier Thuret, part n°TA7378, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1874	Antibes	Antibes	Herbier Thuret, part n°TA7380, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1874	Antibes	Antibes	Herbier Thuret, part n°TA7382, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1883	Anse de la Grenille, Antibes	Antibes	Bornet et Flahault 1883	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1884	Darse, Villefranche-Sur-Mer	Villefranche-Sur-Mer	Herbier Thuret, part n°TA7377, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1898	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA5177, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1898	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA5178, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1925	Le Graillon, Antibes	Antibes	Herbier Feldmann, Classeur 3514, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1927	Sur les laborites du Cap d'Ail	Cap d'Ail	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1927	Anse de Beaulieu-sur-Mer	Beaulieu-Sur-Mer	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1927	Face occidentale, Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1927	Entre Juan-le-Pins et le Crouton, Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Quelques individus en face des Nielles
<i>Cystoseira crinita</i>	1968	Pointe Rompatalon, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Herbier Meinesz, Classeur Fucales <i>Cystoseira</i> Med, E.A. 4228 ECOMERS, Université de Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1939	Beaulieu-Sur-Mer	Beaulieu-Sur-Mer	Hamel 1931-1939 (il cite Ollivier)	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1939	Nice	Nice	Hamel 1931-1939 (il cite De Notaris)	Disparue

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1939	Antibes	Antibes	Hamel 1931-1939 (il cite Thuret et Bornet)	Quelques individus à la Pointe de l'Ilette et en face des Nielles
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1825	Nice	Nice	Herbier Thuret, part n°TA7401, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1841	Villefranche-Sur-Mer	Villefranche-Sur-Mer	Herbier Montagne, part n°MA7719, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	ante 1846	Nice	Nice	Herbier Montagne, part n°MA7764, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	ante 1846	Nice	Nice	Herbier Montagne, part n°MA7765, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1859	Roquebrune-Cap-Martin	Roquebrune-Cap-Martin	Bonfils	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1882	Antibes	Antibes	Bornet et Flahault 1883	Disparue sauf à la pointe de l'Ilette
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1883	Anse de la Grenille, Antibes	Antibes	Bornet et Flahault 1883	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1890	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Herbier Algues Vertes 1890-1910 de Nice, part n°86, Museum d'Histoire Naturelle de Nice	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1898	Antibes	Antibes	Herbier Sauvageau, part n°SA5385, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue sauf à la pointe de l'Ilette
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1914	Cap Martin, Roquebrune-Cap-Martin	Roquebrune-Cap-Martin	Herbier Mouret, petit format, part n°2720-12/010577, Musée Océanographique de Monaco	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1925	Pointe de l'Ilette, Antibes	Antibes	Herbier Feldmann, Classeur 34-4, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Encore présente
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1927	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1927	Jusqu'au fond de la Darse, Villefranche-Sur-Mer	Villefranche-Sur-Mer	Ollivier 1929	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1927	Pointe de l'Ilette, Antibes	Antibes	Ollivier 1929	Encore présente
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1928	Passable, Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Herbier Feldmann, Classeur 34-4, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1928	Quai de la Station marine, Villefranche-Sur-Mer	Villefranche-Sur-Mer	Herbier Feldmann, Classeur 34-4, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1928	Villefranche-Sur-Mer	Villefranche-Sur-Mer	Herbier Carnet de Récolte Feldmann, part n°734, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1931-1939	Antibes	Antibes	Hamel 1931-1939 (il cite Thuret et Bornet)	Disparue sauf à la pointe de l'Illette
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1938	Enbarcadère de Saint-Jean-Cap-Ferrat	Saint-Jean-Cap-Ferrat	Herbier Feldmann, Classeur 34-4, Museum d'Histoire Naturelle de Paris	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1974	Port de la Fourmi, Beaulieu-Sur-Mer	Beaulieu-Sur-Mer	Professeur Alexandre Meinesz, Classeur Fuciales <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS1018, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1974	Port de la Fourmi, Beaulieu-Sur-Mer	Beaulieu-Sur-Mer	Professeur Alexandre Meinesz, Classeur Fuciales <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS1019, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1978	Le Crouton, Antibes	Antibes	Herbier Verlaque, part n°H5225, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1980	Golfe Juan	Golfe Juan	Herbier Meinesz, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Disparue

A1.2 Localisations historiques dans le Var

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1911	Presqu'île de Giens	Giens	Herbier Mouret, Algue de provenance IV n°321, Museum d'Histoire Naturelle de Toulon	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1911	Pointe de Carqueiranne	Carqueiranne	Mouret, Algue de Provence part n°140, Museum d'Histoire Naturelle de Toulon	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1911	Pointe de Carqueiranne	Carqueiranne	Mouret, Algue de Provence part n°91, Museum d'Histoire Naturelle de Toulon	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1924	Au pied de l'Esterel, Saint-Raphaël	Saint-Raphaël	Raphelis 1924	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1929	Port-Cros, Calanque de l'âne, Hyères	Hyères	Herbier Boudouresque, part n°H1930, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939		Toulon	Gaudichot in Hamel 1931-1939	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931		VAR	Berner 1931	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1955	Le Brusc	Le Brusc	Herbier Huvé, part n°H1247, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue (présente uniquement sur Pointe du Carabinier)
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Petit Gaou	Les Embiez	Augarde et Molinier 1964	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1965	Le Brusc	Le Brusc	Herbier Boudouresque, part n°H71, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue (présente uniquement sur Pointe du Carabinier)
<i>Cystoseira amentacea</i>	1966	digue du port	Bandol	Bensimon et al 1966	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1966	extérieur du port	Niel	Bensimon et al 1966	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1966	Port	La Coudourière	Canamella 1968	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1967	Port-Cros		Augier et Boudouresque 1967	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1968	Baie de Cavalas	Presqu'île de Saint-Mandrier	Vignes 1968	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1968	Port	Carqueiranne	Gasquet 1968	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1970	Pointe des Terres Rouges	Presqu'île de Giens	Boudouresque 1971c	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1970	Port du Niel	Presqu'île de Giens	Boudouresque 1971c	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1970	Port-Cros		Boudouresque 1971b	

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1971	Petit Gaou	Les Embiez	Boudouresque 1971c	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1974		Le Brusc	Augier 1974	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Port-Cros, Pointe du Grand Père, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Port-Cros, Calanque des Curés, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Port-Cros, Pointe du Moulin à Vent, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Port-Cros, Plage du Sud, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Port-Cros, Baie de la Palu, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Bagaud, Pointe du Beau, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Bagaud, Pointe du Débarcadère, Hyères	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Bagaud, Débarcadère	Hyères	Belsher et al. 1976	Toujours présente
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	île du Grand Ribaud	Rade de Giens	Jahandiez in Belsher et al 1976	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Bagaud		Belsher et al 1976	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Port-Cros		Belsher et al 1976	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1978-1979	Grande rade, Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1979	Grande jetée, face externe, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5052, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1979	Grande jetée, face externe, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5052, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1985	Port-Cros, Anse du Sud, Hyères	Hyères	Augier 1985	Toujours présente
<i>Cystoseira barbata</i>	1911	Le Pradet	Le Pradet	Mouret 1911	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1911	La Seyne-sur-Mer	La Seyne-sur-Mer	Herbier Mouret, Algue de provenance II n°144, Museum d'Histoire Naturelle de Toulon	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1914		Porquerolles	Ollivier in Jahandiez E, 1914	

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira barbata</i>	1931-1939	Toulon	Toulon	Hamel 1931-1939	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1955	Le Brusc	Le Brusc	Herbier Huvé, part n°H1174, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1964	Le Brusc	Le Brusc	Herbier Boudouresque, part n°H4, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1978	Grande rade de Toulon, Pointe Pipady	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1978	Rade abri du Lazaret	Le Lazaret	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1979	Rade abri du Lazaret	Le Lazaret	Herbier Verlaque, part n°H5088, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1979	Rade abri du Lazaret	Le Lazaret	Herbier Verlaque, part n°H5089, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1979	Rade abri du Lazaret	Le Lazaret	Herbier Verlaque, part n°H5090, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1979	Phare Saint Elme	Le Lazaret	Herbier Verlaque, part n°H50991, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1911	Cap Brun, Toulon	Toulon	Mouret 1911	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1965	La Madrague, Les Lecques	Les Lecques	Herbier Boudouresque, part n°H528, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1965	La Madrague, Les Lecques	Les Lecques	Herbier Boudouresque, part n°H529, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1965	La Madrague, Les Lecques	Les Lecques	Herbier Boudouresque, part n°H530, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1967	Port-Cros : Ilot du Rascas, Hyères	Hyères	Augier et Boudouresque 1967	Encore présente
<i>Cystoseira crinita</i>	1967	Le grand Gaou, Le Brusc	Le Brusc	Herbier Huvé, part n°H1190, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Encore présente

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1968	Les Issambres	Les Issambres	Herbier Huvé, part n°H1193, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1968	Les Issambres	Les Issambres	Herbier Huvé, part n°H1192, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1968	Les Issambres	Les Issambres	Herbier Huvé, part n°H1194, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1969	Les Issambres	Les Issambres	Herbier Verlaque, part n°H5175, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1977	Cap Carqueiranne, Carqueiranne	Carqueiranne	Herbier Verlaque, part n°H5169, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1979	Cap Brun, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5193, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1985	Port-Cros : Anse de la plage du sud, Hyères	Hyères	Augier 1985	Encore présente
<i>Cystoseira crinita</i>	1990	Le Brusc	Le Brusc	Herbier Verlaque, part n°H5202, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Quelques individus uniquement au grand Gaou
<i>Cystoseira crinita</i>	1978-1979	Magaud, Grande Rade de Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Encore présente
<i>Cystoseira crinita</i>	1978-1979	Pointe Pipady, Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1978-1979	Les petits frères, Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1911	Le Pradet	Le Pradet	Herbier Mouret, Algue de Provence II, part n°145, Museum d'Histoire Naturelle de Toulon	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1931-1939	Toulon	Toulon	Hamel 1931-1939 (il cite Banon)	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1952	La Madrague, Giens	Giens	Herbier Huvé, part n°H1202, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1965	Le Brusc	Le Brusc	Herbier Huvé, part n°H1199, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1965	Le Brusç	Le Brusç	Herbier Huvé, part n°H1200, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1965	Le Brusç	Le Brusç	Herbier Boudouresque, part n°H249, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1965	Le Brusç	Le Brusç	Herbier Boudouresque, part n°H250, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1965	Le Brusç	Le Brusç	Herbier Boudouresque, part n°H315, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1966	Port du Niel, Giens	Giens	Herbier Huvé, part n°H1201, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1966	quai intérieur du port	Niel	Bensimon et al 1966	
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1978	Pointe Pipady, Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1978	Baie du Lazaret, Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1978	Pointe du Canier, Toulon	Toulon	Verlaque et Tine 1979	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1979	Port-Cros : Anse de Port-Man, Hyères	Hyères	Coppejans 1976	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1979	Pointe Pipady, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5224, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1979	Baie du Lazaret, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5221, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1979	Baie du Lazaret, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5222, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1979	Pointe du Canier, Toulon	Toulon	Herbier Verlaque, part n°H5223, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

A1.3 Localisations historiques dans les Bouches-du-Rhône

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1818-1820	Golfe de Marseille	Marseille	Bornet 1892 - récolte de Schousboe	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1840	Marseille	Marseille	Herbier Saint-Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1914	Golfe de Marseille	Marseille	Decock 1914	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1927	Château d'If aux alentours de l'embarcadère, Marseille	Marseille	Herbier Berner Part I, Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1929	Endoume	Marseille	Herbier Berner, part n°H125, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1929	Endoume	Marseille	Herbier Berner, part n°H127, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1929	Château d'If, Marseille	Marseille	Herbier Berner, part n°H127, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1929	Golfe de Marseille	Marseille	Sauvageau in Ollivier 1929	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931	Golfe de Marseille	Marseille	Berner 1931	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Marseille	Marseille	Hamel 1931-1939	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Golfe de Marseille	Marseille	Giraudy in Hamel 1931-1939	

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1942	Calanque de Morgiou, Marseille	Marseille	Herbier Berner Part II, Muséum d'Histoire Naturelle de Aix-en-Provence	Quelques mètres en patchs et individus isolés à l'entrée de la Calanque
<i>Cystoseira amentacea</i>	1942	Cap Croisette, Marseille	Marseille	Herbier Berner Part II, Musée d'Histoire Naturelle de Aix-en-Provence	Quelques mètres en patchs et individus isolés au bout du Cap
<i>Cystoseira amentacea</i>	1942	Endoume, Marseille	Marseille	Herbier Berner Part II, Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1942	Endoume, Marseille	Marseille	Herbier Berner Part II, Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1942	Endoume, Marseille	Marseille	Herbier Berner Part II, Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1952	Anse des Cuivres, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1243, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1952	Ilettes, petite ile en face d'Endoume, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1246, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1952	Carro	Carro	Herbier Huvé, part n°1245, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Quelques mètres en patchs et individus isolés aux pointes exposées
<i>Cystoseira amentacea</i>	1952	île du Grand Congloué (Archipel de Riou)	Marseille	Magne 1956	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1956	Mont Rose, Marseille	Marseille	Huvé 1958	Toujours présente mais les populations sont fragmentées et peu denses
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960	Calanque Callelongue, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1244, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Quelques mètres en patchs et individus isolés à l'entrée de la la Calanque
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960	Calanque Callelongue, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1249, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Quelques mètres en patchs et individus isolés à l'entrée de la la Calanque
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Calanque de Sormiou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1236, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Calanque de Sormiou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1238, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Calanque de Sormiou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1239, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1964	Calanque de Sormiou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1240, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1965	Calanque de Morgiou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1237, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Quelques mètres en patches et individus isolés à l'entrée de la Calanque
<i>Cystoseira amentacea</i>	1965	Les Goudes, Marseille	Marseille	Herbier Boudouresque, part n°H98, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1965	Les Goudes, Marseille	Marseille	Herbier Boudouresque, part n°H99, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira amentacea</i>	1970	Golfe de Marseille	Marseille	Huvé 1970	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1970	Golfe de Marseille	Marseille	Huvé 1970a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1971	Golfe de Marseille	Marseille	Boudouresque 1971a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	île Jarre - Les Impériaux (Archipel de Riou)	Marseille	Belsher 1977	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	La Méléte (Marseilleveyre)	Marseille	Belsher 1977	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Les Stiou de Bouc (Marseilleveyre)	Marseille	Belsher 1977	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Pointe du Podestat	Marseille	Belsher 1977	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1978	Ilôt d'Aragnion en face de la pointe de la Carrière, Tamaris	Tamaris	Herbier Verlaque, part n°H5051, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1998	Sausset-les-Pins	Sausset-les-Pins	Herbier Verlaque, part n°H5050, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Quelques mètres en patchs à l’Ouest du port de Sausset-les-Pins
<i>Cystoseira amentacea</i>	2001	Cap croisette-Pointe de la Merveille	Marseille	Soltan 2001	
<i>Cystoseira barbata</i>	1840	Etang de Saint-Chamas	Saint-Chamas	Herbier Saint-Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	
<i>Cystoseira barbata</i>	1840	Etang de Saint-Chamas	Saint-Chamas	Herbier Saint-Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	
<i>Cystoseira barbata</i>	1862	Etang de la Caronte	Etang de la Caronte	Herbier Huvé, part n°H1178, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	
<i>Cystoseira barbata</i>	1907	Etang de Berre	L’Etang de Berre	T. Thibaut, E.A. 4228 ECOMERS, Université Nice Sophia Antipolis	
<i>Cystoseira barbata</i>	1914	Calanque de Sormiou, Marseille	Marseille	Herbier Mouret, Algue de provence II n°169, Museum d’Histoire Naturelle de Toulon	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1954	Sausset-les-Pins	Sausset-les-Pins	Herbier Huvé, part n°H1183, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1954	Etang de Berre, à côté de canal du Rove	L’Etang de Berre	Herbier Huvé, part n°H1182, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira barbata</i>	1963	Port de Morgiou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1179, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1964	Pointe de Carro	Carro	Herbier Huvé, part n°H1175, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1964	Pointe de Carro	Carro	Herbier Huvé, part n°H1176, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1964	Pointe de Carro	Carro	Herbier Huvé, part n°H1177, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1846	Marseille	Marseille	Herbier Saint Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1846	Marseille	Marseille	Herbier Saint Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1939	Marseille	Marseille	Hamel 1931-1939 (il cite Giraudy)	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1942	Calanque de Morgiou, Marseille	Marseille	Herbier Berner, Part II, Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1954	Sausset-les-Pins	Sausset-les-Pins	Herbier Huvé, part n°H1191, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1960	Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1195, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5181, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5182, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5183, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5184, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5185, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5187, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1975	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5188, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1978	Plage de Sainte Croix, La Couronne	La Couronne	Herbier Verlaque, part n°H5189, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1978	Plage de Sainte Croix, La Couronne	La Couronne	Herbier Verlaque, part n°H5190, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1978	Ponto, Martigues	Martigues	Herbier Verlaque, part n°H5186, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1979	Dans la réserve entre le Cap Rousset et la plage Tamaris, Carry-le-Rouet	Carry-le-Rouet	Herbier Verlaque, part n°H5192, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1980	Sausset-les-Pins	Sausset-les-Pins	Herbier Verlaque, part n°H5191, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1940	Calanque de Morgiou, Marseille	Marseille	Herbier Saint Charles, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1942	Cap Croisette, Marseille	Marseille	Herbier Berner, Part II, Museum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1959	Calanque de Port-Miou, Marseille	Marseille	Herbier Huvé, part n°H1204, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue

A1.4 Localisations historiques en Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1873	nouveau port	Bastia	Debeaux 1873	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Calvi	Calvi	Hamel 1931-1939 (il cite Soleirol)	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939	Bonifacio	Bonifacio	Hamel 1931-1939 (il cite Fauché)	Toujours présente en densité variable
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939		Ajaccio	Hamel 1931-1939	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939		Calvi	Soleirol in Hamel 1931-1939	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1931-1939		Bonifacio	Fauché in Hamel 1931-1939	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1950	entre Marina Vizza et Arghi	Golfe de Porto-Vecchio	Gilet, Molinier, Picard 1954	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1950	Devant Pasci-Pecura (sur la route des Sanguinaires immédiatement après la nécropole)	Golfe d'Ajaccio	Gilet, Molinier, Picard 1954	
	1950	Calanque de Paraguano	Bonifacio	Gilet, Molinier, Picard 1954	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1954	Golfe d'Ajaccio	Ajaccio	Gilet, Molinier, Picard 1954	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1955	îles Sanguinaires - île Mezzo Maro	Ajaccio	Molinier et Moliner 1955	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960	Sud de la marine	Farinole	Molinier 1960a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960	îlots	Centuri	Molinier 1960a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960		Barcaggio	Molinier 1960a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960	au sud de Porticciolo	Porticciolo	Molinier 1960a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1960	Entre la calanque Catena et la calanque de l'Arenella	Bonifacio	Santini 1961	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1963	Cap Corse		Deleuil et Molinier 1964	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1969	Golfe d'Ajaccio	Ajaccio	Boudouresque 1969a	
<i>Cystoseira amentacea</i>	1970	La Parata	Ajaccio	Boudouresque 1971b	

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1975	Punta Palazzu, Scandola	Scandola	Herbier Boudouresque, part n°H1879, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente en belle densité
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Sous le cimetière de Galéria	Galéria	Herbier Meinesz, Classeur Fucales <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS0986, E.A. 4228 ECOMERS Université de Nice Sophia Antipolis	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1976	Sous le cimetière de Galéria	Galéria	Herbier Meinesz, Classeur Fucales <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS0983, E.A. 4228 ECOMERS Université de Nice Sophia Antipolis	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1980	Entre la Revellata et le port de Calvi	Calvi	Clarisse 1984	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1981	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5054, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1981	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5055, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Population fragmentée
<i>Cystoseira amentacea</i>	1985	Sémillante, Lavezzi	Lavezzi	Herbier Verlaque, part n°H5057, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente en belle densité
<i>Cystoseira amentacea</i>	1988	Gargallu, Scandola	Scandola	Herbier Verlaque, part n°H5058, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Toujours présente en belle densité
<i>Cystoseira amentacea</i>	1992	Lavezzi	Lavezzi	Meinesz 1992	Encore présente

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira amentacea</i>	1996	Cavallo	Cavallo	Herbier Meinesz, Classeur Fucales Cystoseira Med, part n°MPCYS0987, E.A. 4228 ECOMERS Université de Nice Sophia Antipolis	Population rare et fragmentée
<i>Cystoseira barbata</i>	1897	Ajaccio	Ajaccio	Herbier Borgessen, part n°1922-68, Musée Océanographique de Monaco	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1897	Ajaccio	Ajaccio	Herbier Borgessen, part n°010321, Musée Océanographique de Monaco	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1976	Cuvette Fontanachia, Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5087, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1976	Sous le cimetière, Galéria	Galéria	Herbier Meinesz, Classeur Fucales Cystoseira Med, part n°MPCYS0997, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1980	A l'est de la plage, Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5086, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1988	Galéria	Galéria	Verlaque <i>et al.</i> 1990	Disparue
<i>Cystoseira barbata</i>	1996	Cavallo	Cavallo	Herbier Meinesz, Classeur Fucales Cystoseira Med, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Quelques individus à la Cala di Palma
<i>Cystoseira barbata</i>	1998	Ourbino	Ourbino	Herbier Verlaque, part n°H5101, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1939	Calvi	Calvi	Hamel 1931-1939 (il cite Soleirol)	Encore présente à la sortie de Lumio, plage de l'Arinella, Calvi

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1939	Ajaccio	Ajaccio	Hamel 1931-1939	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1931-1940	Bonifacio	Bonifacio	Hamel 1931-1939 (il cite Fauché)	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1967	La Parata, Ajaccio	Ajaccio	Herbier Boudouresque, part n°H1497, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1967	La Parata, Ajaccio	Ajaccio	Herbier Boudouresque, part n°H1498, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1967	La Parata, Ajaccio	Ajaccio	Herbier Verlaque, part n°H5177, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1976	Galéria	Galéria	Herbier Meinesz, Classeur Fucalae <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS0995, E.A. 4228 ECOMERS, Université de Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1976	Galéria	Galéria	Herbier Meinesz, Classeur Fucalae <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS0996, E.A. 4228 ECOMERS, Université de Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1976	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5170, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1976	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5173, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1976	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5174, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira crinita</i>	1978	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5168, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1979	San Baïzzu, Lavezzi	Lavezzi	Herbier Verlaque, part n°H1161, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Encore présente
<i>Cystoseira crinita</i>	1980	Entre la Revellata et le port de Calvi	Calvi	Clarisse 1984	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1981	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5171, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1981	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5172, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1981	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5195, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1981	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5196, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira crinita</i>	1985	Piantarella	Piantarella	Herbier Verlaque, part n°H5179, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d'Océanographie), Marseille	Encore présente
<i>Cystoseira crinita</i>	1996	Cavallo	Cavallo	Herbier Meinesz, Classeur Fucales <i>Cystoseira</i> Med, E.A. 4228 ECOMERS, Université de Nice Sophia Antipolis	Encore présente

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Espèce	Date	Localisation précise	Ville	Herbier/Source	Etat actuel
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1931-1939	Ajaccio	Ajaccio	Hamel 1931-1939 (il cite Leblond)	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1979	Ilot Sanbaizo, en face du port de Cavallo	Cavallo	Herbier Verlaque, part n°H5227, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1980	Pointe la Revellata, Calvi	Calvi	Herbier Meinesz, Classeur Fucalae <i>Cystoseira</i> Med, part n°MPCYS1017, E.A. ECOMERS 4228, Université Nice Sophia Antipolis	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1988-1990	Galéria	Galéria	Verlaque <i>et al.</i> 1990	Encore présente
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1988-1990	Galéria	Galéria	Verlaque <i>et al.</i> 1990	Encore présente
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1989	Etang d'Ourbino	Ourbino	Herbier Verlaque, part n°H5226, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Disparue
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1990	Galéria	Galéria	Herbier Verlaque, part n°H5230, CNRS – UMR7294 MIO (Institut Méditerranéen d’Océanographie), Marseille	Encore présente
<i>Cystoseira foeniculacea</i>	1998	Scandola	Gargallo	Herbier Verlaque, M.I.O Marseille, part H5247	

ANNEXE 2 :
DONNEES SUPPLEMENTAIRES DE
GENETIQUE

A2.1 Analyse Locus par locus

Pop	Locus	N	Na	Ne	Ho	He
Pop1 W	27	26	5,000	2,952	0,308	0,674
	35	30	3,000	2,052	0,467	0,521
	24	30	2,000	1,069	0,067	0,066
	33	30	2,000	1,220	0,200	0,183
	51	30	2,000	1,998	0,500	0,508
	58	30	3,000	2,740	0,533	0,646
Pop2 Q	27	28	2,000	1,882	0,179	0,477
	35	27	4,000	1,646	0,407	0,400
	24	28	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	28	3,000	1,806	0,357	0,455
	51	27	3,000	2,788	0,556	0,653
	58	28	3,000	1,869	0,357	0,473
Pop3 MM	27	32	4,000	1,867	0,156	0,472
	35	34	3,000	2,816	0,647	0,655
	24	34	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	34	4,000	1,552	0,441	0,361
	51	34	4,000	2,010	0,382	0,510
	58	34	5,000	1,737	0,382	0,431
Pop4 MP	27	27	6,000	1,992	0,185	0,507
	35	31	4,000	2,341	0,677	0,582
	24	31	2,000	1,033	0,032	0,032
	33	30	3,000	1,402	0,333	0,292
	51	30	5,000	3,120	0,733	0,691
	58	29	5,000	4,014	0,345	0,764
Pop5 T	27	30	4,000	1,506	0,233	0,342
	35	29	4,000	1,830	0,241	0,462
	24	30	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	30	3,000	1,265	0,200	0,213
	51	30	7,000	4,700	0,800	0,801
	58	30	5,000	2,525	0,567	0,614
Pop6 ME	27	26	4,000	1,545	0,346	0,360
	35	30	3,000	1,795	0,400	0,450
	24	30	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	30	2,000	1,514	0,367	0,345
	51	29	6,000	3,279	0,138	0,707
	58	30	8,000	5,643	0,867	0,837
Pop7 BC	27	19	3,000	2,704	0,105	0,647
	35	22	3,000	1,317	0,136	0,246
	24	24	2,000	1,043	0,042	0,042
	33	24	4,000	1,956	0,250	0,499
	51	22	3,000	2,742	0,273	0,650

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

	58	23	4,000	2,351	0,478	0,587
Pop8	27	20	3,000	1,699	0,250	0,422
E	35	23	3,000	2,432	0,783	0,602
	24	27	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	27	3,000	1,989	0,259	0,507
	51	23	2,000	1,628	0,348	0,394
	58	26	3,000	2,742	0,500	0,648
Pop9	27	23	5,000	1,438	0,174	0,311
	35	23	2,000	1,734	0,348	0,433
TP	24	23	2,000	1,044	0,043	0,043
	33	20	3,000	2,036	0,250	0,522
	51	14	5,000	3,267	0,357	0,720
	58	23	6,000	2,836	0,522	0,662
Pop10	27	27	7,000	2,531	0,444	0,616
	35	28	5,000	2,600	0,607	0,627
PGO	24	28	2,000	1,074	0,071	0,070
	33	28	3,000	1,198	0,179	0,168
	51	26	4,000	3,219	0,731	0,703
	58	28	5,000	2,545	0,393	0,618
Pop11	27	29	9,000	5,391	0,483	0,829
	35	31	7,000	5,125	0,677	0,818
	24	31	1,000	1,000	0,000	0,000
PGS	33	31	3,000	1,103	0,097	0,095
	51	30	4,000	2,880	0,633	0,664
	58	28	6,000	3,226	0,393	0,703
Pop12	27	25	3,000	1,176	0,160	0,153
	35	30	3,000	2,899	0,600	0,666
	24	31	2,000	1,330	0,226	0,252
PGE	33	30	2,000	1,998	0,300	0,508
	51	28	5,000	3,045	0,536	0,684
	58	31	1,000	1,000	0,000	0,000
Pop13	27	27	7,000	3,673	0,333	0,741
	35	28	8,000	4,392	0,750	0,786
	24	28	2,000	1,849	0,429	0,468
PO	33	27	4,000	1,997	0,593	0,509
	51	25	4,000	3,994	0,400	0,765
	58	28	4,000	2,888	0,607	0,666
Pop14	27	29	7,000	3,075	0,345	0,687
	35	32	5,000	2,293	0,375	0,573
	24	29	2,000	1,533	0,241	0,354
PN	33	32	3,000	1,331	0,156	0,252
	51	28	4,000	1,748	0,429	0,436
	58	26	7,000	4,361	0,231	0,786

Pop15	27	23	6,000	1,520	0,261	0,350
	35	25	5,000	2,345	0,520	0,585
	PS	24	26	2,000	1,039	0,038
	33	26	2,000	1,257	0,154	0,208
	51	26	4,000	3,745	0,692	0,747
	58	26	5,000	1,327	0,192	0,251
Pop16	27	30	6,000	3,644	0,533	0,738
	35	31	4,000	3,451	0,548	0,722
	PE	24	31	1,000	1,000	0,000
	33	31	3,000	1,067	0,065	0,064
	51	28	3,000	2,178	0,286	0,551
	58	31	2,000	1,981	0,516	0,503
Pop17	27	27	8,000	4,107	0,407	0,771
	35	31	4,000	2,629	0,677	0,630
	PCS	24	29	3,000	1,761	0,310
	33	31	5,000	1,511	0,323	0,344
	51	31	5,000	3,027	0,548	0,681
	58	30	6,000	2,813	0,567	0,655
Pop18	27	24	4,000	2,554	0,625	0,621
	35	29	3,000	1,235	0,207	0,194
	PCN	24	23	2,000	1,240	0,043
	33	29	3,000	1,857	0,345	0,469
	51	29	3,000	2,993	0,655	0,678
	58	29	1,000	1,000	0,000	0,000
Pop19	27	27	8,000	3,463	0,593	0,725
	35	29	6,000	3,967	0,621	0,761
	LO	24	29	2,000	1,269	0,241
	33	28	3,000	1,338	0,214	0,257
	51	27	4,000	1,923	0,333	0,489
	58	29	6,000	2,620	0,414	0,629
Pop20	27	27	3,000	1,597	0,333	0,381
	35	29	3,000	1,482	0,241	0,331
	LN	24	30	2,000	1,867	0,400
	33	30	2,000	1,069	0,000	0,066
	51	30	3,000	2,899	0,667	0,666
	58	29	5,000	2,126	0,414	0,539
Pop21	27	26	3,000	1,484	0,231	0,333
	35	28	5,000	2,337	0,500	0,582
	LO	24	29	2,000	1,269	0,241
	33	28	4,000	2,013	0,393	0,512
	51	29	3,000	1,410	0,276	0,296
	58	29	5,000	2,925	0,517	0,670
Pop22	27	29	6,000	2,977	0,483	0,676

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

LE	35	29	4,000	2,735	0,586	0,645
	24	28	2,000	1,036	0,036	0,036
	33	29	3,000	1,482	0,138	0,331
	51	25	5,000	2,422	0,360	0,599
	58	19	6,000	2,022	0,158	0,519
Pop23	27	18	7,000	2,805	0,333	0,662
B	35	22	4,000	2,534	0,636	0,619
	24	22	2,000	1,095	0,091	0,089
	33	22	2,000	1,198	0,182	0,169
	51	22	3,000	1,963	0,364	0,502
	58	19	3,000	2,664	0,316	0,642
Pop24	27	24	8,000	4,923	0,375	0,814
R	35	30	5,000	2,486	0,467	0,608
	24	30	2,000	1,724	0,333	0,427
	33	30	2,000	1,105	0,100	0,097
	51	30	2,000	1,998	0,367	0,508
	58	29	3,000	2,014	0,379	0,512
Pop25	27	28	6,000	3,664	0,357	0,740
CT	35	31	3,000	2,197	0,484	0,554
	24	31	2,000	1,137	0,129	0,123
	33	31	1,000	1,000	0,000	0,000
	51	31	2,000	1,250	0,161	0,204
	58	31	3,000	1,727	0,387	0,428
Pop26	27	30	5,000	2,483	0,533	0,607
CC	35	31	3,000	1,103	0,097	0,095
	24	31	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	31	2,000	1,033	0,032	0,032
	51	31	2,000	1,845	0,516	0,465
	58	29	2,000	1,187	0,172	0,160
Pop27	27	29	5,000	1,539	0,207	0,356
Th	35	30	6,000	2,095	0,633	0,532
	24	30	2,000	1,514	0,300	0,345
	33	29	3,000	2,359	0,448	0,586
	51	30	5,000	2,432	0,567	0,599
	58	30	8,000	3,093	0,367	0,688
Pop28	27	24	2,000	1,280	0,250	0,223
A	35	27	2,000	1,117	0,111	0,107
	24	27	3,000	2,518	0,667	0,614
	33	27	6,000	3,847	0,593	0,754
	51	26	3,000	2,870	0,538	0,664
	58	27	4,000	2,934	0,741	0,672
Pop29	27	29	3,000	1,890	0,345	0,479
	35	27	5,000	2,170	0,481	0,549

F	24	29	2,000	1,035	0,034	0,034
	33	29	4,000	2,346	0,621	0,584
	51	29	4,000	1,579	0,310	0,373
	58	27	3,000	1,686	0,481	0,414
Pop30	27	29	6,000	3,004	0,621	0,679
	35	30	4,000	2,605	0,433	0,627
	24	30	2,000	1,220	0,200	0,183
	33	29	11,000	5,625	0,793	0,837
	51	30	3,000	2,711	0,700	0,642
	58	30	3,000	1,753	0,533	0,437
Pop31	27	18	5,000	3,071	0,444	0,694
	35	22	3,000	1,627	0,227	0,394
	24	22	2,000	1,046	0,045	0,045
	33	19	3,000	1,715	0,211	0,428
	51	15	4,000	1,642	0,333	0,405
	58	22	3,000	2,109	0,136	0,538
Pop32	27	35	4,000	1,958	0,400	0,496
	35	35	6,000	4,167	0,714	0,771
	24	36	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	36	5,000	1,299	0,222	0,233
	51	34	3,000	1,985	0,471	0,504
	58	36	4,000	2,880	0,500	0,662
Pop33	27	32	4,000	2,026	0,656	0,514
	35	31	5,000	2,666	0,613	0,635
	24	31	1,000	1,000	0,000	0,000
	33	32	2,000	1,064	0,063	0,062
	51	31	3,000	1,768	0,290	0,442
	58	32	6,000	2,798	0,563	0,653
Pop34	27	22	4,000	1,265	0,227	0,215
	35	26	4,000	1,318	0,192	0,246
	24	26	2,000	1,166	0,154	0,145
	33	26	2,000	1,039	0,038	0,038
	51	24	2,000	1,946	0,500	0,496
	58	9	2,000	1,800	0,000	0,471
Pop35	27	26	7,000	4,447	0,500	0,790
	35	27	5,000	1,901	0,444	0,483
	24	27	2,000	1,576	0,259	0,372
	33	27	6,000	1,936	0,370	0,493
	51	27	3,000	1,581	0,370	0,375
	58	27	7,000	4,178	0,630	0,775
Pop36	27	25	5,000	3,181	0,480	0,700
	35	25	2,000	1,771	0,480	0,444
	24	25	2,000	1,083	0,080	0,078

Conservation des populations de Cystoseira en régions PACA et Corse

CS	33	25	1,000	1,000	0,000	0,000
	51	25	1,000	1,000	0,000	0,000
	58	25	5,000	2,311	0,480	0,579
Pop37	27	27	4,000	3,019	0,667	0,681
	35	27	3,000	1,573	0,333	0,371
	24	27	3,000	1,206	0,185	0,174
CPP	33	27	1,000	1,000	0,000	0,000
	51	27	2,000	1,038	0,037	0,037
	58	26	4,000	2,518	0,615	0,615
Pop38	27	39	5,000	2,438	0,590	0,597
	35	34	3,000	2,319	0,618	0,577
	24	40	1,000	1,000	0,000	0,000
CCC	33	39	3,000	2,514	0,615	0,610
	51	40	1,000	1,000	0,000	0,000
	58	36	5,000	2,402	0,472	0,592
Pop39	27	42	3,000	1,245	0,167	0,199
	35	42	7,000	3,585	0,619	0,730
	24	42	2,000	1,508	0,238	0,341
CCS	33	42	3,000	2,145	0,643	0,540
	51	42	4,000	2,077	0,595	0,525
	58	42	2,000	1,946	0,357	0,492
Pop40	27	32	5,000	2,660	0,281	0,634
	35	34	4,000	1,546	0,294	0,359
	24	34	1,000	1,000	0,000	0,000
CPO	33	33	1,000	1,000	0,000	0,000
	51	33	2,000	1,062	0,061	0,060
	58	34	4,000	2,953	0,500	0,671
Pop41	27	30	2,000	1,471	0,200	0,325
	35	30	1,000	1,000	0,000	0,000
	24	30	2,000	1,385	0,333	0,282
CB	33	30	2,000	1,385	0,333	0,282
	51	30	1,000	1,000	0,000	0,000
	58	30	2,000	1,301	0,133	0,235
Pop42	27	14	3,000	1,156	0,143	0,140
	35	16	5,000	2,169	0,438	0,556
	24	16	1,000	1,000	0,000	0,000
CLP	33	16	2,000	1,992	0,563	0,514
	51	15	2,000	1,142	0,000	0,129
	58	16	4,000	2,056	0,563	0,530
Pop43	27	20	3,000	1,874	0,350	0,478
	35	21	5,000	3,010	0,762	0,684
	24	21	1,000	1,000	0,000	0,000
CLS	33	21	3,000	1,800	0,476	0,455

Annexe 2

	51	17	2,000	1,061	0,059	0,059
	58	21	5,000	3,392	0,667	0,722

Na : nombre d'allèle ; Ne nombre d'allèle effectifs ; Ho : Hétérozygotes observés ; He :
hétérozygotes attendus

A2.2 ANOVA sur les richesses alléliques par cluster

Tableau A2.1 : Richesse allélique sur 9 individus par locus et population (obtenu par Fstat)

Marseille	Giens	Lardier	Corse
2,40	2,70	2,56	2,97
2,47	2,39	3,39	2,95
2,66	3,38	3,07	4,10
3,29	3,83	2,36	2,20
3,10	2,38	1,92	2,34
3,17	4,03	3,69	2,41
2,40	3,64	3,07	2,91
3,03	2,89	2,78	2,31
	2,70	3,72	1,65
	4,02	2,92	2,72
	3,64	2,91	
		2,67	
		2,08	
		2,56	

Tableau A2.2 : Résultat de l'ANOVA à un facteur

Source des variations	Somme des carrés	Degré de liberté	Moyenne des carrés	F	Probabilité	Valeur critique pour F
Entre Groupes	1,95	3	0,65	2,01	0,13	2,85
A l'intérieur des groupes	12,64	39	0,32			
Total	14,60	42				

A2.3 Analyse des allèles privés avec ou sans PCN et B

Sans PCN et B				Avec PCN et B			
Pop	Locus	Allele	Freq	Pop	Locus	Allele	Freq
Pop1	27	216	0,001	Pop1	27	216	0,001
Pop1	35	193	0,014	Pop1	35	193	0,014
Pop1	35	194	0,005	Pop1	35	194	0,005
Pop1	35	195	0,008	Pop1	35	195	0,008
Pop1	35	208	0,003	Pop1	35	208	0,003
Pop1	24	148	0,001	Pop1	24	148	0,001
Pop1	33	230	0,011	Pop1	33	230	0,011
Pop1	33	238	0,011	Pop1	33	238	0,011
Pop1	33	242	0,004	Pop1	33	242	0,004
Pop1	33	256	0,003	Pop1	33	256	0,003
Pop1	33	258	0,023	Pop1	33	258	0,023
Pop1	33	260	0,013	Pop1	33	260	0,013
Pop1	33	270	0,006	Pop1	33	270	0,006
Pop1	33	272	0,001	Pop1	33	272	0,001
Pop1	51	238	0,003	Pop1	51	238	0,003
Pop1	58	187	0,003	Pop1	58	187	0,003
Pop1	58	192	0,004	Pop1	58	192	0,004
Pop2	27	247	0,033	Pop2	27	247	0,033
Pop2	27	248	0,003	Pop2	27	248	0,003
Pop2	35	184	0,050	Pop2	35	184	0,050
Pop2	35	190	0,022	Pop2	35	190	0,022
Pop2	35	204	0,002	Pop2	35	204	0,002
Pop2	24	160	0,002	Pop2	24	160	0,002
Pop3	35	187	0,006	Pop3	35	187	0,006
Pop3	58	194	0,003	Pop3	58	194	0,003
Pop4	27	221	0,002	Pop4	27	221	0,002
Pop4	27	233	0,002	Pop4	27	233	0,002
Pop4	35	189	0,031	Pop4	35	189	0,031
Pop4	35	212	0,013	Pop4	35	212	0,013
Pop4	33	224	0,017	Pop4	33	224	0,017
Pop4	58	184	0,003	Pop4	58	184	0,003
Pop4	58	196	0,003	Pop4	58	196	0,003

A2.4 Liste des occurrences de génotype multilocus identique (GENCLONE)

Popoulation	Individus partageant un génotypes multilocus identique				
W	W26	W6			
Q	Q26	Q24	Q5		
	Q28	Q25			
MM	MM17	MM30			
ME	ME19	ME15			
PCS	PCS2	PCS16			
LE	LE8	LE11			
LN	LN13	LN6			
Th	Th23	Th29			
CCO	CCO9	CCO27			
CCC	CCC37	CCC30	CCC8		
CPO	CPO10	CPO7	CPO20	CPO22	CPO1
	CCS28	CCS33	CCS6	CCS12	
	CCS42	CCS41	CCS18	CCS31	CCS21
	CCS24	CCS35	CCS13		
CCS	CCS16	CCS15			
	CCS36	CCS1	CCS2		
	CCS29	CCS14	CCS37		
	CCS20	CCS32			

A2.5 Corrélation distance génétique/absence de ceinture

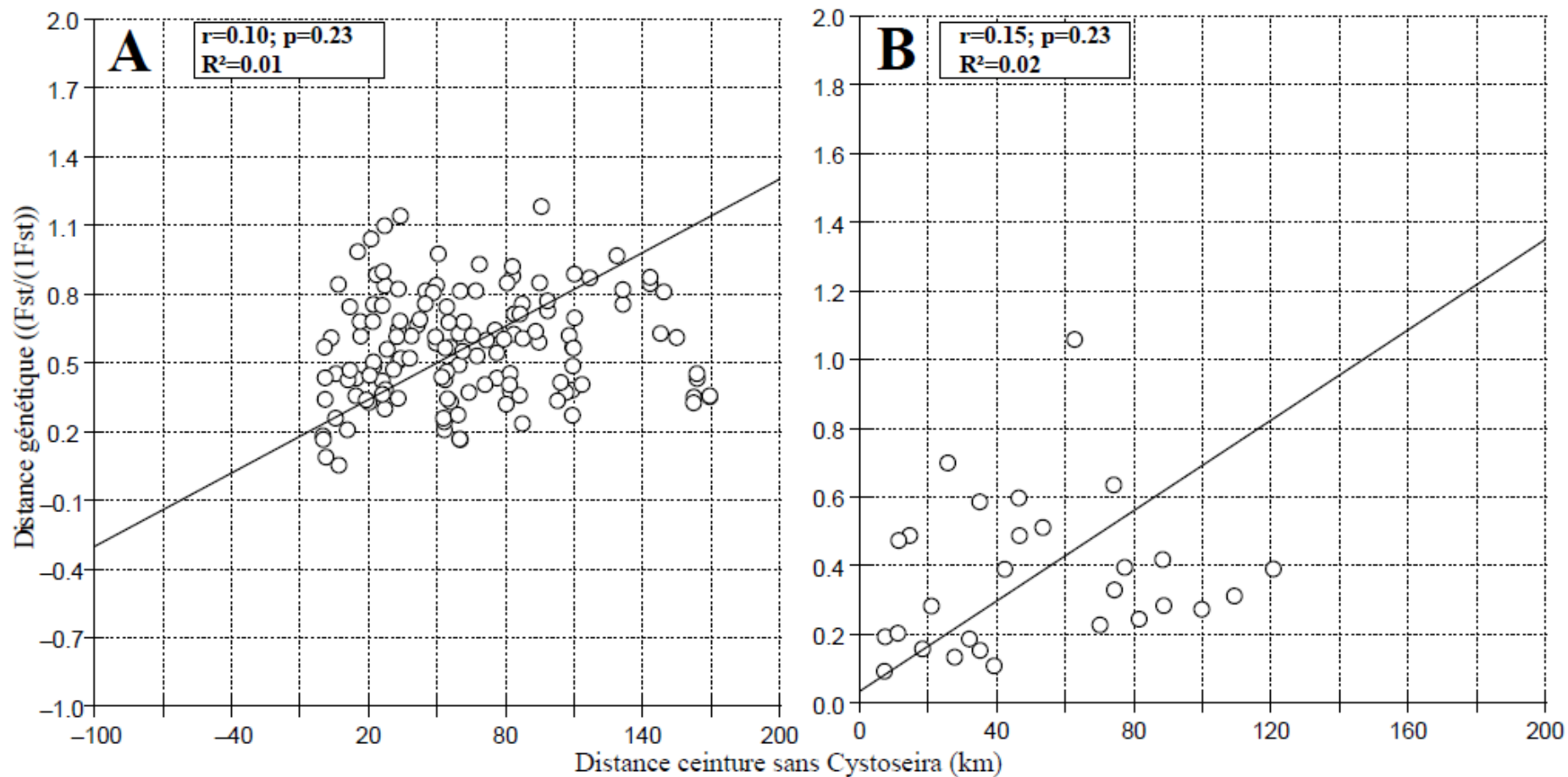


Figure A2.1 : Test de corrélation entre la continuité sans ceinture entre deux populations en km et la distance génétique $F_{st}/(1-F_{st})$. Ce test a été réalisé avec IBDWS.

**ANNEXE 3 :
EXPERIENCE DE TERRAIN NON ABOUTIE**

A3.1 Scraping à Carro, résilience de *C. amentacea* face à *Mytilus galloprovincialis*

A3.1.1 But de l'expérience

Nous avons voulu reproduire la même expérience de scraping qu'à Nice et Saint-Jean-Cap-Ferrat mais cette fois-ci dans un milieu où *C. amentacea* est en compétition avec *Mytilus galloprovincialis*.

Le protocole expérimental est identique à celui de SJCF et C_Nice : 3 sites (Cap_Couronne, Presqu'île et Cap_Sainte_Croix), 3 zones (A, B et C) (Figure 1-A) et 5 quadrats (de 1 à 5) par zone soit 45 quadrats au total. Avant de procéder au scraping, un repérage des différents sites et zones a été fait en mai 2011. Les scrapings ont été réalisés en juin 2011. Un premier suivi a été fait en juillet 2011, mais rien ne s'est développé comme nous l'avions observé à C_Nice et SJCF. Comme pour le suivi précédent les intempéries de l'hiver n'ont pas permis de faire le suivi entre juillet 2011 et avril 2012.

La Figure 1-B présente les résultats préliminaires de cette étude comparés à ceux de l'étude précédente pour le même mois. Il semblerait que *C. amentacea* soit plus présente dans l'ensemble à C_Nice et SJCF qu'à Carro. Cette différence est due à la présence de *Mytilus galloprovincialis* et au recouvrement plus important de la strate Turf.

Ces résultats ne sont pas exhaustifs, seul un suivi sur plusieurs années permettra de vraiment comparer les résultats des deux expériences.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse



Figure A3.1: Localisations des sites (CC : Cap_Couronne, P : Presqu'île et SC : Sainte Croix) et des zones (A, B et C) de chaque site de l'expérimentation.

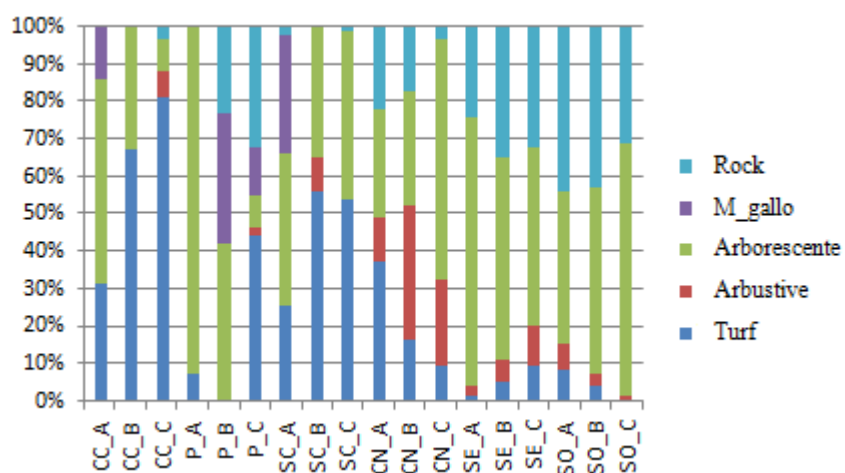


Figure A3.2 : Comparaison du recouvrement pour le même mois avril (10 mois après le scraping) des différentes strates aux différents sites de Carro (CC, P et SC), Cap de Nice (CN) et Saint-Jean-Cap-Ferrat Est (SE) et Ouest (SO).

A3.2 Scraping à Ramatuelle et au cap d'Antibes, résilience des espèces des petits fonds *C. crinita*, *C. barbata* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*

A3.2.1 But de l'expérience

Après avoir étudié la résilience de *C. amentacea*, nous voulions tester celle des espèces de petits fonds comme *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*. Les populations de ces espèces sont plus sensibles que *C. amentacea* aux destructions côtières et peu de populations ont résisté à l'urbanisation du littoral. Nous voulions savoir si ces espèces sont capables de recoloniser leur milieu comme *C. amentacea*.

La méthode est la même que celle utilisée précédemment. Trente quadrats ont été dénudés complètement au sein de forêts de *C. crinita* et *C. barbata* à Ramatuelle et 15 quadrats ont été dénudés à la pointe de l'Ilette au Cap d'Antibes au sein de forêts de *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*. Le scraping a été réalisé au mois de juin 2011.

Le suivi a été fait en juillet 2011, octobre 2011, décembre 2011 et mai 2012 au Cap d'Antibes et juillet 2011, janvier 2012 et février 2012 à Ramatuelle. Le suivi a été plus régulier au Cap d'Antibes grâce à des « fenêtres météo » plus fréquentes.

A3.2.2 Résultats préliminaires

Pour ces 3 espèces, la recolonisation après 6 mois était très faible pour *C. barbata* et *C. crinita*. Seuls quelques individus ont été retrouvés dans les 30 quadrats. Au Cap d'Antibes, aucun individu de *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* n'a été observé.

A3.2.3 Critiques et perspectives

Cette étude n'est que préliminaire cependant elle montre que les espèces de petits fonds semblent recoloniser beaucoup moins vite leur substrat. Ce résultat rappelle celui que (Ballesteros *et al.* 2009) ont observé, sur 10 ans d'études, un recrutement « quasi » nul chez *C. zosteroides*. Si les espèces de petits fonds sont comme *C. zosteroides*, les mesures de conservation et de restauration devront tenir compte de ces données.

Un suivi à long terme est nécessaire pour estimer le recrutement et les capacités de recolonisation de ces espèces celui-ci doit donc être poursuivi.

A3.3 Développement d'une technique de pièges à zygote de *Cystoseira* à des fins de restauration des populations

A3.3.1 But de l'expérience

Le but de ce travail est la restauration des populations des espèces des petits fonds telles que *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*, *C. barbata*, *C. crinita*. En effet, comme nous l'avons vu dans le chapitre 1 ces espèces sont les plus intensément touchées par l'urbanisation du littoral et les rares populations restantes sont très éparées le long du littoral méditerranéen français.

Les populations étant déjà très peu nombreuses (voir chapitre 1) et petites en nombre d'individus, il serait difficile de prendre des individus d'une population qui survit déjà tant bien que mal pour les transplanter ailleurs avec, en plus, le risque d'échec.

Nous avons donc testé une technique de restauration non destructrice basée sur le piégeage des zygotes. Le principe consiste à placer des pièges (figure 3-A) sur le substrat au milieu d'une forêt de *Cystoseira*. Les pièges correspondent à des pavés de 10 cm x 10 cm x 5 cm qui sont habituellement utilisés pour faire des terrasses.



Figure A3.3 : 4 pièges placés au sein d'une forêt de *C. crinita* dans une cuvette à Port-Cros.

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Cent quatre vingt un pièges ont été répartis entre le Cap d'Antibes et Port-Cros comme indiqué dans le Tableau 3-A. La mise en place de l'expérience a été réalisée en juin 2010 pendant la période de plein développement et de reproduction des espèces cibles.

Tableau A3.1 : Répartition des 181 pièges entre Port-Cros, Les 3 caps du SIVOM des Maures et le Cap d'Antibes (06/2010). Les autres dates correspondent au suivi fait jusqu'en février 2011.

			06/2010	07/2010	09/2010	10/2010	01/2011	02/2011
Port Cros	Port Man	A	4	4	-	4	-	0
		B	4	4	-	4	-	0
	Tuf	A	4	4	-	4	-	0
		B	4	4	-	4	-	0
		C	4	4	-	1+3(terre)	-	0
	Curé	A	4	4	-	4	-	3
		B	4	4	-	4	-	4
		C	4	4	-	4	-	4
		D	4	4	-	4	-	0
		E	4	4	-	4	-	4
		F	4	4	-	4	-	2(ensevelis)
	Bagaud	A	4	4	-	4	-	1
		B	4	4	-	4	-	2
SIVOM	C1	A	4	4	-	4	-	0
		A	4	4	-	4	-	1
	C3	A	4	4	-	4	-	2
		B	4	4	-	4	-	0
		C	4	4	-	4	-	2
	C4	A	4	4	-	0	-	0
	C5	A	4	4	-	4	-	2+2(terre)
	C6	A	4	4	-	4	-	2(ensevelis)
		B	4	4	-	4	-	0
	C7	A	4	4	-	0	-	0
	C8	A	4	4	-	1(terre)	-	0
		B	4	4	-	4	-	0

Antibes	Ilette	Z1	A	4	4	4	-	2	-
			B	4	4	4	-	0	-
			C	4	4	4	-	0	-
		Z2	A	4	3	3	-	2(terre)	-
			B	4	4	4	-	1+2(terre)	-
		Z3	A	4	4	4	-	1	-
			B	4	4	4	-	2	-
			C	4	4	4	-	0	-
			D	4	4	4	-	4	-
	Crouton	Z1	A	5	5	5	-	0	-
			B	5	5	4	-	0	-
			C	5	5	5	-	0	-
		Z2	A	5	5	0	-	0	-
			B	5	5	2	-	0	-
			C	5	5	5	-	0	-
		Z3	A	5	5	5	-	0	-
			B	5	5	5	-	0	-
			C	5	5	0	-	0	-

- : ce site n'a pas été fait à cette date. (Terre) : indique que les pièges ont été retrouvés à terre totalement émergés. (Ensevelis) : indique que les pièges étaient enfouis dans le sédiment quand nous les avons retrouvés.

Malgré la période estivale et les nombreux visiteurs côtiers, 90% des pièges ont été retrouvés au cours de la 1^{ère} période de suivi (septembre-octobre 2010). Cependant les pièges n'avaient pas été ou très peu colonisés par quelque espèce que ce soit (Figure 3-B).

Au cours de la seconde période de suivi (janvier- février 2011), seuls 20% des pièges ont été retrouvés. Les tempêtes de l'hiver ont eu raison de ceux-ci. L'expérience a donc été abandonnée.



Figure A3.4 : piège du cap d'Antibes peu colonisé après 3 mois d'immersion.

A3.3.2 Critique et amélioration de la technique

La restauration des populations ne doit pas se faire aux dépens des populations restantes. Cette technique sur le principe est donc intéressante car sans fragiliser les populations, elle peut permettre de participer, à moyen terme, à la restauration des populations disparues et à long terme, à la préservation des espèces de *Cystoseira* de petits fonds.

Ces espèces sont décrites dans la littérature comme des espèces préférant le calme des fonds de baie et des cuvettes à l'agitation des caps battus. Cependant la perte de la quasi-totalité des pièges entre octobre et février, nous montre que ces espèces peuvent supporter un fort hydrodynamisme pendant la période hivernale.

En effet certains pièges ont eu le temps de bouger à cause des assauts des vagues. C'est le cas notamment au Cap d'Antibes, à la pointe de l'Ilette, les pièges étaient placés dans une cuvette naturelle et certains ont été retrouvés à 20m de la cuvette, sur la terre, encastrés dans des blocs rocheux (Figure 3-C).

De plus le pH de la surface des pièges n'étaient peut être pas favorable au développement des plantules. Ces pièges étant prévus à la base pour construire une terrasse, les pièges ont peut-être été traités avec des antifongiques qui ont empêché les zygotes puis les plantules de se développer.

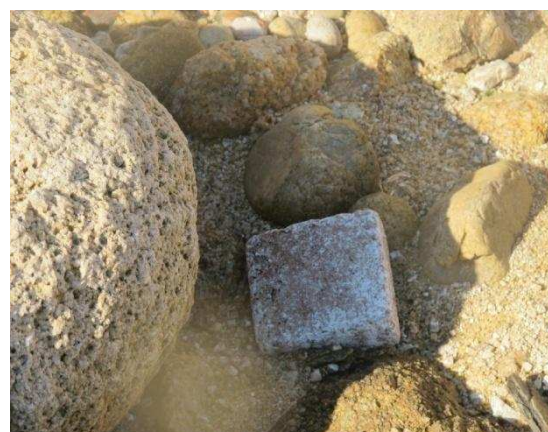


Figure A3.5 : Rares pièges retrouvés en février 2011 jusqu'à 20m de leur position d'origine au Cap d'Antibes en haut et au SIVOM en bas.

La technique pourrait donc être améliorée en fixant les pièges au substrat ce qui éviterait d'une part de les perdre et d'autre part qu'ils soient remués en permanence au cours des tempêtes ce qui a un rôle d'abrasion qui a pu empêcher les zygotes de se fixer ou les plantules de rester fixées.

A3.4 Translocation de pieds de *Cystoseira crinita*, *C. barbata* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* en vue d'une restauration des populations.

A3.4.1 But de l'expérience

L'expérience correspond à une autre tentative de restauration des populations entre la baie de Villefranche-sur-Mer et la baie de Beaulieu (Figure 4).



Figure A3.6 : Les 5 sites de transplantation/restauration. A : Cuvette de Saint-Hospice ;B : Rompatalon ;C : Villa Kerylos ; D : Passable et E : Villefranche.

Les individus transplantés sont des individus de *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* qui ont été arrachés au cours d'une expérience de scraping entre Ramatuelle et le cap d'Antibes (données supplémentaires II) en Juin 2011. Dans certains cas, la roche, avec les individus accrochés, a été transportée de Ramatuelle et installée directement sur le nouveau site.

Les pieds, arrachés avec le crampon, ont été fixés, le jour suivant le scraping, à des pierres lourdes trouvées sur les sites par de la pate IVEGOR (Figure 5).

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse



Figure A3.7 : En haut, pierre naturelle transportée et placée dans la cuvette de Saint-Hospice ; en bas, individus fixés à une roche avec de la pate IVEGOR.

Au total 240 axes de *C. barbata*, 26 pieds (159 axes) caespiteux de *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa* et 54 (485 axes) pieds caespiteux de *C. crinita* axes ont été transplantés dans les 5 sites (Tableaux 4-A et 4-B).

Le suivi consistait à mesurer l'ensemble des axes, et à observer d'éventuelles plantules aux alentours des pierres transplantées.

Tableau A3.2 : Suivi entre juin 2011 et février 2012 du nombre de pieds transplantés pour chaque site et chaque espèce.

	06/2011	07/2011	10/2011	02/2012
Saint Hospice				
<i>C. barbata</i>	113	18	1	0
<i>C. crinita</i>	24	11	1	0
Passable				
<i>C. barbata</i>	69	58	31	0
<i>C. foeniculacea</i>	14	11	4	0
Rompatalon				
<i>C. crinita</i>	21	19	4	0
Beaulieu				
<i>C. barbata</i>	58	23	1	0
<i>C. foeniculacea</i>	12	3	0	0
Villefranche				
<i>C. crinita</i>	9	1	1	0

Tableau A3.3 : Nombre d'axes transplantés pour les 3 espèces sur les 5 sites.

	06/2011	07/2011	10/2011	02/2012
Saint Hospice				
<i>C. barbata</i>	113	19	1	0
<i>C. crinita</i>	255	130	2	0
Passable				
<i>C. barbata</i>	69	58	31	0
<i>C. foeniculacea</i>	106	89	19	0
Rompatalon				
<i>C. crinita</i>	168	138	10	0

Conservation des populations de *Cystoseira* en régions PACA et Corse

Beaulieu

<i>C. barbata</i>	58	23	1	0
<i>C. foeniculacea</i>	53	15	0	0

Villefranche

<i>C. crinita</i>	62	1	1	0
-------------------	----	---	---	---

A3.4.2 Critique et amélioration de la technique

Sur l'ensemble des axes/pieds transplantés, peu étaient encore présents en octobre 2011 et la totalité des axes a disparu entre octobre 2011 et février 2012. Cet échec est dû à deux causes principales :

- La première est encore une fois le fort hydrodynamisme de l'hiver qui a eu raison des pierres installées.
- La seconde réside dans la fixation de l'axe à la pierre.

De plus les constructions littorales ont changé l'hydrodynamisme de certains sites qui ne sont plus favorables à ces espèces.

Résumé

En Méditerranée, les zones rocheuses photophiles sont principalement peuplées par des espèces du genre *Cystoseira* C. Agardh. Ces espèces, ingénieuses d'écosystèmes, forment des forêts qui structurent l'habitat benthique des étages infralittoral et circalittoral. Ces espèces (sauf *C. compressa*) sont protégées par les conventions de Berne depuis 1979 et de Barcelone (1992). Pourtant aucun plan de conservation n'a encore été mis en place.

L'objectif de cette thèse était de i) connaître la répartition de ces espèces le long des littoraux PACA et Corse, ii) comprendre les capacités de résilience de *C. amentacea* var. *stricta*, iii) comprendre la diversité et la structure génétique des populations de *C. amentacea*.

L'étude de la répartition des espèces a mis en évidence l'abondance de *C. amentacea* et la forte régression des espèces de petits fonds i.e. *C. barbata*, *C. crinita* et *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*. L'étude de résilience a montré que *C. amentacea* est capable de recoloniser son milieu après une perturbation aiguë. Cette recolonisation pourrait suivre le modèle de facilitation. Des études complémentaires confirmeront ou infirmeront cette hypothèse. Enfin l'étude de génétique des populations a mis en évidence une forte structuration inter et intra-populations. L'absence d'isolement par la distance sur l'ensemble de l'échantillonnage révèle la possibilité de dispersion sur de longues distances.

Ces résultats n'ont pas permis de développer un plan de gestion pour ces espèces. Cependant, ils ont apporté un certain nombre de connaissances supplémentaires sur l'écologie des espèces, ils ont amorcé le travail de génétique des populations pour le genre *Cystoseira* et surtout ils ont permis d'identifier les axes de recherches à développer en priorité dans les futures études. Cette thèse confirme la nécessité d'une approche pluridisciplinaire en biologie de la conservation.

Abstract

In the Mediterranean Sea, rocky shores are mainly inhabited by *Cystoseira* species. These canopy forming algae are engineers of the ecosystem. All species except for *C. compressa*, are protected by two international conventions, Berne (1979) and Barcelona (1992). Despite their protected status, no management plans have been developed yet. This work focused on 4 species: *C. amentacea* var. *stricta*, *C. barbata*, *C. crinita* and *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*.

The aim of the thesis was to i) gather information about the distribution of these species and highlight the main threats and source of their disappearance along PACA and Corsican coasts, ii) Understand the resilience capacities of *C. amentacea* after a partial destruction of its habitat and iii) understand the diversity and the genetic structure of populations of *C. amentacea* along PACA and Corsican shores.

The distribution of *C. amentacea* appears to be still important. On the contrary, the situation is more critical for species of shallow waters like *C. barbata*, *C. crinita* and *C. foeniculacea* f. *tenuiramosa*. *C. amentacea* showed good capacity of resilience after the perturbation. The recolonization might follow the facilitation model. Further investments are necessary to confirm the model. Finally the genetic study highlights a strong genetic structure within and among populations of *C. amentacea*. The within populations structure might be due to high inbreeding. No IBD was revealed among the all dataset which means that long distance dispersal might be possible for *C. amentacea*.

The results obtained here were not sufficient to elaborate a management plan for *Cystoseira* species. But they completed the ecological knowledge we have on them, they brought the first large scale genetic results and they identified on what future studies must focused on.

This thesis confirms the necessity to adopt a multidisciplinary approach in conservation biology.